

bvj

5

vwo

biologie voor jou

LEEROPDRACHTENBOEK

MAX METHODE BIOLOGIE

NAAM:

KLAS:

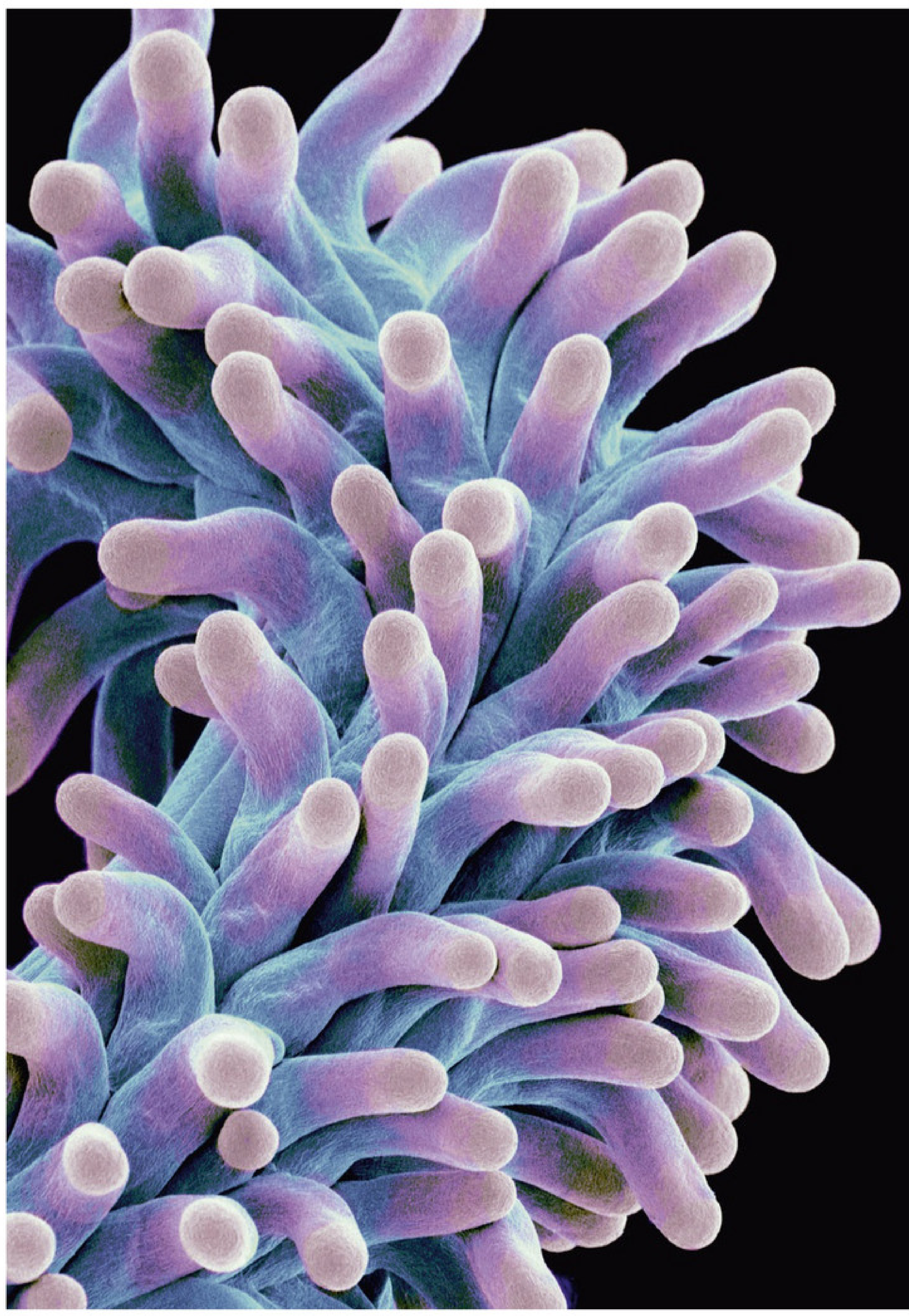
MALMBERG

bvj

5

vwo

biologie voor jou
LEEROPDRACHTENBOEK



BIOLOGIE VOOR DE BOVENBOUW
VWO

AUTEURS
MARIANNE GOMMERS
ARTHUR JANSEN
ANDRÉ VAN LEIJEN
HANS RAWEE
THEO DE ROUW

EINDREDACTIE
ILSE GMELIG
LINEKE PIJNAPPELS

MET MEDEWERKING VAN
DANIËL VAN DRAANEN
PAULA VAN KRANENBURG
CEES MULDER
MARTEN MULDER
RENÉ WESTRA

ZESDE EDITIE
MALMBERG 'S-HERTOGENBOSCH
WWW.BIOLOGIEVOORJOU.NL

Voorwoord

Dit boek maakt deel uit van de methode *Biologie voor jou* voor de bovenbouw van het vwo. Met deze methode kun je zelfstandig werken. Hierdoor kun je (met aanwijzingen van je docent) oefenen op je eigen niveau, en je goed voorbereiden op proefwerken en examens.
We gebruiken in deze methode 'docent', 'leerling' en 'bioloog' voor beide geslachten.

WERKEN MET BIOLOGIE VOOR JOU

Biologie voor jou bestaat uit leeropdrachtenboeken, uitwerkingenboeken en een digitale leeromgeving. Je kunt alle onderdelen uit het boek ook daarin doen. Voor sommige onderdelen biedt de digitale leeromgeving extra mogelijkheden of gemak.

Biologie voor jou is opgedeeld in thema's. In een thema wordt de leerstof van een bepaald onderwerp uit de biologie behandeld. Alle thema's in de delen 4, 5 en 6 vwo samen vormen de gehele leerstof voor het biologie-examen vwo. De thema's bestaan steeds uit dezelfde onderdelen. Deze staan hierna beschreven.

ONTDEKKEN

In deze context kun je de leerstof ontdekken door samen met je klasgenoten een maatschappelijke vraag of probleem op te lossen. Zo ontdek je welke rol biologie speelt in het dagelijks leven. De leerstof die bij 'Ontdekken' hoort, wordt behandeld in een of twee basisstoffen. Je docent zegt of en wanneer je met 'Ontdekken' aan de slag gaat.

BASISSTOF

In de basisstoffen staat in tekst en beeld alle leerstof die je moet kennen. Ook staan er opdrachten tussen de tekst en aan het einde van een basisstof. Met behulp van het uitwerkingenboek kun je deze opdrachten zelf nakijken.
Je kunt de opdrachten ook maken in de digitale leeromgeving. Bij moeilijke opgaven krijg je extra feedback en de gesloten opgaven worden automatisch nagekeken. Je ziet dan meteen het goede antwoord.

SAMENHANG

Met de context in de 'Samenhang' leer je nog beter verbanden te leggen tussen de leerstof uit de basisstoffen. Je leert om de verschillende organisatieniveaus in de biologie met elkaar te verbinden, van klein naar groot en andersom.

PRACTICA EN BIOLOGISCHE TECHNIEKEN

De practica staan overzichtelijk bij elkaar in een aparte paragraaf. Bij elk practicum is aangegeven bij welke basisstof het practicum hoort. Veelgebruikte biologische technieken staan in aparte kaders zodat je deze gemakkelijk kunt opzoeken.

SAMENVATTING

In de 'Samenvatting' staat precies omschreven wat je moet 'kennen en kunnen' voor een proefwerk of toets. De samenvatting is opgedeeld in leerdoelen. Deze leerdoelen kun je ook terugvinden in de basisstoffen. Hierdoor kun je altijd opzoeken welke leerstof bij de samenvatting hoort.
Wil je alle begrippen van het thema nog eens oefenen, dan kun je in de digitale leeromgeving gebruikmaken van de 'Flitskaarten'.

OEFENTOETS

Met de opdrachten in de 'Oefentoets' (diagnostische toets) kun je nagaan of je de basisstof voldoende beheerst voor je proefwerk of toets.
De oefentoets kun je in de digitale leeromgeving maken. In de digitale leeromgeving worden de gesloten opdrachten automatisch nagekeken. Ook krijg je een herkansing als je een opgave fout maakt. Zo kun je de oefentoets maken op je eigen niveau.

EXAMENTRAINER

Je kunt elk thema afsluiten met de 'Examentrainer'. De examentrainer helpt je niet alleen bij de voorbereiding op het examen, maar brengt ook verband aan tussen de verschillende thema's. Zo leer je de samenhang tussen begrippen en processen beter te zien.

VERRIJKINGSSTOF

De verrijkingsstoffen staan online en bevatten extra stof bij het thema. Met de verrijkingsstoffen kun je extra kennis of vaardigheden opdoen, of oefenen op een meer uitdagend niveau.

CONTEXTEN

In dit boek staan veel contexten. Contexten verbinden de leerstof. Ook kun je met contexten ontdekken welke rol biologie speelt in het dagelijks leven, in beroepen en in de wetenschap. Bij contexten staan opdrachten die je helpen om de leerstof toe te passen in een nieuwe omgeving. Dit is een goede voorbereiding op het examen.
Sommige contexten staan in een opvallend oranje kader. Maar je zult ook zien dat veel opdrachten kleine contexten bevatten. In de contexten staat nooit nieuwe leerstof die je moet kennen voor het examen. Je hoeft contexten dus niet uit je hoofd te leren.

We wensen je veel plezier bij het werken met dit deel van *Biologie voor jou* en veel succes bij de voorbereiding op je examen.

De auteurs

Inhoud

THEMA 1

Regeling

ONTDEKKEN
Leven met MS 8

BASISSTOF
1 Regeling en homeostase 10
2 Hormonale regulatie 13
3 Het zenuwstelsel 26
4 Reflexen en het autonome zenuwstelsel 37
5 Neurale regulatie 42
6 Spieren en beweging 52

SAMENHANG
Stop met stressen! 64

PRACTICA 66

SAMENVATTING 70

EXAMENTRAINER 76

THEMA 2

Waarneming en gedrag

ONTDEKKEN
Bij zoekt bom 80

BASISSTOF
1 Het zintuigstelsel 82
2 Het oog 86
3 Gedrag beschrijven 99
4 Vorming van gedrag 106
5 Aangepast gedrag 114
6 Sociaal gedrag 122
7 Gedrag bij mensen 128

SAMENHANG
Prairiewoelmuizen zoeken troost 132

PRACTICA 134

SAMENVATTING 138

EXAMENTRAINER 142

THEMA 3

Stofwisseling in de cel

ONTDEKKEN
Honderd jaar hardlopen 146

BASISSTOF
1 Chemie in cellen 148
2 Enzymen 153
3 Koolstofassimilatie 161
4 Voortgezette assimilatie 168
5 Dissimilatie 177

SAMENHANG
Koe neemt gas terug 188

PRACTICA 190

SAMENVATTING 194

EXAMENTRAINER 198

THEMA 4

DNA

ONTDEKKEN
Het eeuwige leven 202

BASISSTOF
1 De bouw en functie van DNA 204
2 DNA-replicatie 210
3 Transcriptie 223
4 Translatie en eiwitsynthese 230
5 Genexpressie 237
6 Genetische variatie 249
7 Biotechnologie 259

SAMENHANG
Een designerbaby met CRISPR 268

PRACTICA 270

SAMENVATTING 272

EXAMENTRAINER 276

THEMA 5

Planten

ONTDEKKEN
Rode planeet zoekt groene vingers 280

BASISSTOF
1 Bouw, groei en ontwikkeling 282
2 Transport in planten 289
3 Assimilatie en dissimilatie 297
4 Voortplanting 304
5 Reageren op de omgeving 309

SAMENHANG
Een plantenbak als elektriciteitscentrale 316

PRACTICA 318

SAMENVATTING 322

EXAMENTRAINER 324

REGISTER 326

COLOFON 330

1 Regeling

Als je hardloopt, beweeg je met behulp van je spierstelsel. Het hormoonstelsel en het zenuwstelsel regelen dat processen zoals je hartslag en ademhaling worden aangepast aan deze activiteit. Deze orgaanstelsels werken samen aan de homeostase van je lichaam: het min of meer constant houden van de omstandigheden. Dit thema gaat over de bouw, functie en samenwerking van het hormoonstelsel, het zenuwstelsel en het spierstelsel.



ONTDEKKEN
Leven met MS 8

BASISSTOF
1 Regeling en homeostase 10
2 Hormonale regulatie 13
3 Het zenuwstelsel 26
4 Reflexen en het autonome zenuwstelsel 37
5 Neurale regulatie 42
6 Spieren en beweging 52

SAMENHANG
Stop met stressen! 64

PRACTICA 66

SAMENVATTING 70

EXAMENTRAINER 76





Leven met MS

BASISSTOF 3 EN 5

Deadlines naderen, stukjes moeten geschreven, afspraken wachten. Mijn huis is een puinhoop, stapeltjes post nog onbeantwoord. De thuiszorg staat onaangekondigd voor de deur. En steeds maar telefoon. Rust wil ik. Stilte om mijn gedachten te ordenen. Aandacht om voor mijn drukke hoofd en lijf te zorgen.

Vrienden hebben een huis in Frankrijk, een kasteel eigenlijk. Ik ben daar welkom en de omgeving is prachtig. Zij hebben een fiets en 24 hectare gras om te maaien. In de Franse buitenlucht zullen de gedachten in mijn spaghettivolle hoofd zich ontwarren tot heldere, overzichtelijke slierten. Even geen afleiding, geen verplichtingen, en vooral géén telefoon. Alleen lieve vrienden, 's avonds aan een lange tafel met hun eigen verhalen.
Ik vertrek naar Frankrijk. Dat ik last heb van mijn cognitie weet ik; concentreren gaat moeizaam. Kletsen met de radio aan is uitgesloten. Namen kunnen zomaar zoek zijn in mijn hoofd. Hele stukken lees ik, zonder daadwerkelijk op te slaan wat er nou eigenlijk staat. Tijdens het koken raak ik verstrikt in wat vooraf een logische volgorde leek van ingrediënten en kooktijd. Als ik 'n moeilijke vraag beantwoord, sluit ik het liefst in stilte mijn ogen om mijn hersenen de rust te geven de woorden te vinden die ik bedoel.
Het zijn heerlijke zonnige dagen in het kasteel. Elke dag lees ik in de ochtend 'n hoofdstuk uit mijn boek. En 's middags op de grasmaaier of fiets kan ik ontspannen, dan lijkt er even geen MS. Gelukkig heb ik er deze week weinig last van. Terwijl ik een week voor vertrek nog een aanval kreeg waarin mijn gezichtsvermogen tijdelijk verminderde en alle kracht uit mijn spieren leek te verdwijnen.
Als ik ga fietsen, neem ik mijn navigatie mee om niet te verdwalen. Gisteren ging dat niet zoals gepland. Wat 'n kort ommetje zou zijn, werd een uitdagende tocht doordat ik het vertrekpunt vergat in te voeren. Een prachtige daling kwam plotseling op mijn pad. Halverwege realiseerde ik mij dat deze daling niet goed kon zijn. Inderdaad, na die paar minuten dalend genot kwamen stevige klimmen. Waar is het kasteel? Het werd 'n onlogische route. Meerdere keren vroeg ik de weg, de uitleg was ik een paar meters verderop alweer vergeten … Anderhalf uur later stond ik bij de gedekte lange tafel waar mijn vrienden ongerust wachtten. Gauw stapte ik onder de warme douche. Eerst checkte ik de thermostaatknop. Ik wilde mij niet verbranden doordat mijn gevoelloze huid de signalen niet meer goed doorgeeft. Quiche geurde in de oven; gelukkig geen spaghetti, daar had ik mijn hoofd al vol van.

Bron: www.toekomstmetms.nl/ (28 mei 2015).

Tessa van den Berg schrijft maandelijks een blog over haar leven met multiple sclerose op de website www.toekomst-metms.nl. Zij zet zich in als patiëntenambassadeur bij Stichting MS Research. In deze rol spreekt zij als ervarings-deskundige voor mensen met MS. MS Research zet zich in voor onderzoek naar de oorzaak, behandeling en mogelijk-heden voor genezing van multiple sclerose.

opdrachten

1 Tessa moet vaak uitleggen wat het verschil is in verwerking van prikkels en impulsen bij een persoon mét en een persoon zónder MS. Ze wil daarvoor graag een infographic gaan gebruiken en vraagt jullie, haar collega's, om die voor haar te maken. Een infographic is een combinatie van korte teksten, begrippen en beeld en is bedoeld om informatie over te dragen.

a Begrippen die ze altijd gebruikt in haar uitleg, en die ze dus graag wil terugzien in jullie infographic, zijn: *alles-of-nietsprincipe, cellen van Schwann, centraal zenuwstelsel, impulsen, myelineschede, perifeer zenuwstelsel, receptoren, saltatoire geleiding (sprongsgewijze impulsgeleiding), schakelneuronen en motorische neuronen, sensorische neuronen, witte stof en zenuw*.

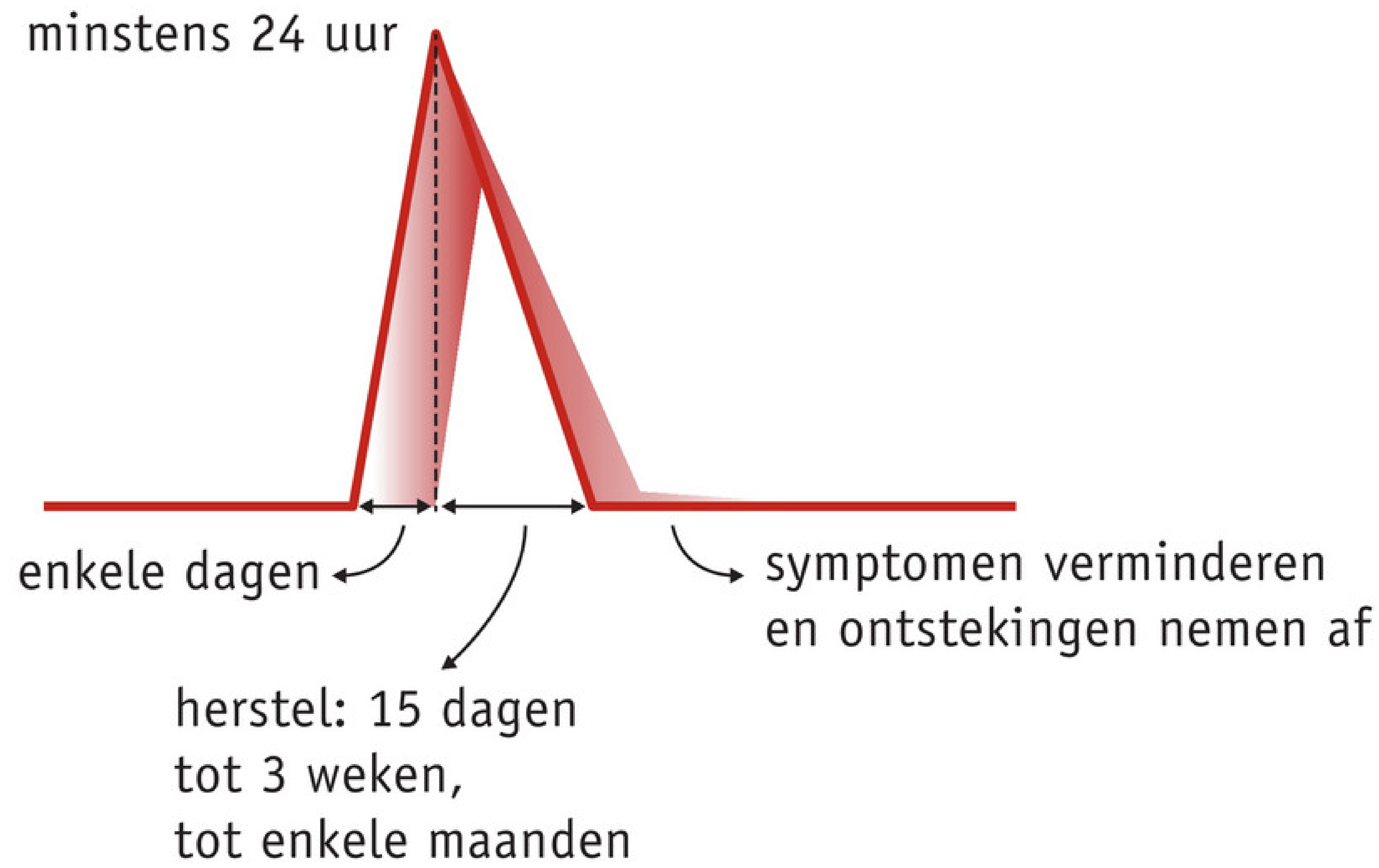
b In het tweede deel van de infographic laten jullie zien hoe de symptomen bij mensen met MS te verklaren zijn. Gebruik hierbij de symptomen die Tessa beschrijft in haar blog en de verschillende centra in de hersenschors.

2 Een van de meest gestelde vragen aan Stichting MS Research is: hoe ziet mijn toekomst eruit? Patiënten vragen zich af hoe MS zich bij hen zal ontwikkelen de komende jaren. De medewerkers van de stichting zijn geen arts en kunnen niet in de toekomst kijken, maar kunnen patiënten wel drie scenario's voorleggen aan de hand van drie verschillende tekeningen van neuronen.
Gebruik bij je uitleg afbeelding 1 en 2, het begrip 'relapse' of aanval en eventueel bronnen op internet zoals de websites van de Hersenstichting, Nationaal MS fonds, MS Vereniging Nederland en MS Research.

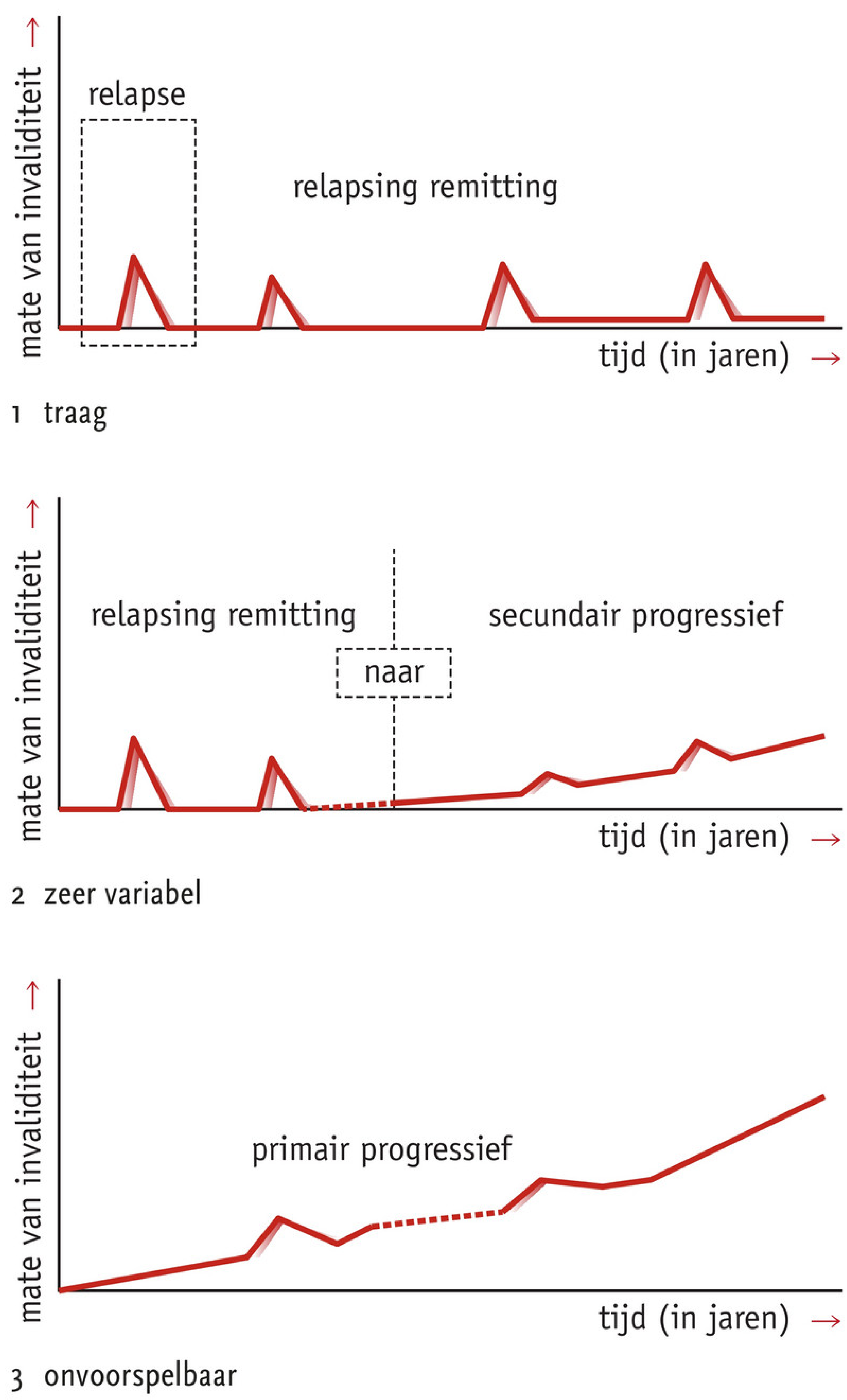
Wat is een relapse?

Kenmerkend voor MS is dat de symptomen in het begin in aanvallen komen. De aanvallen noem je 'relapses' en de herstelfase de 'remitting phase'.

▼ **Afb. 1** Een relapse.



▼ **Afb. 2** Het verloop van MS.



Leerdoelen
– Je kunt beschrijven hoe regelkringen een rol spelen bij het handhaven van de homeostase bij de mens.

1 Regeling en homeostase

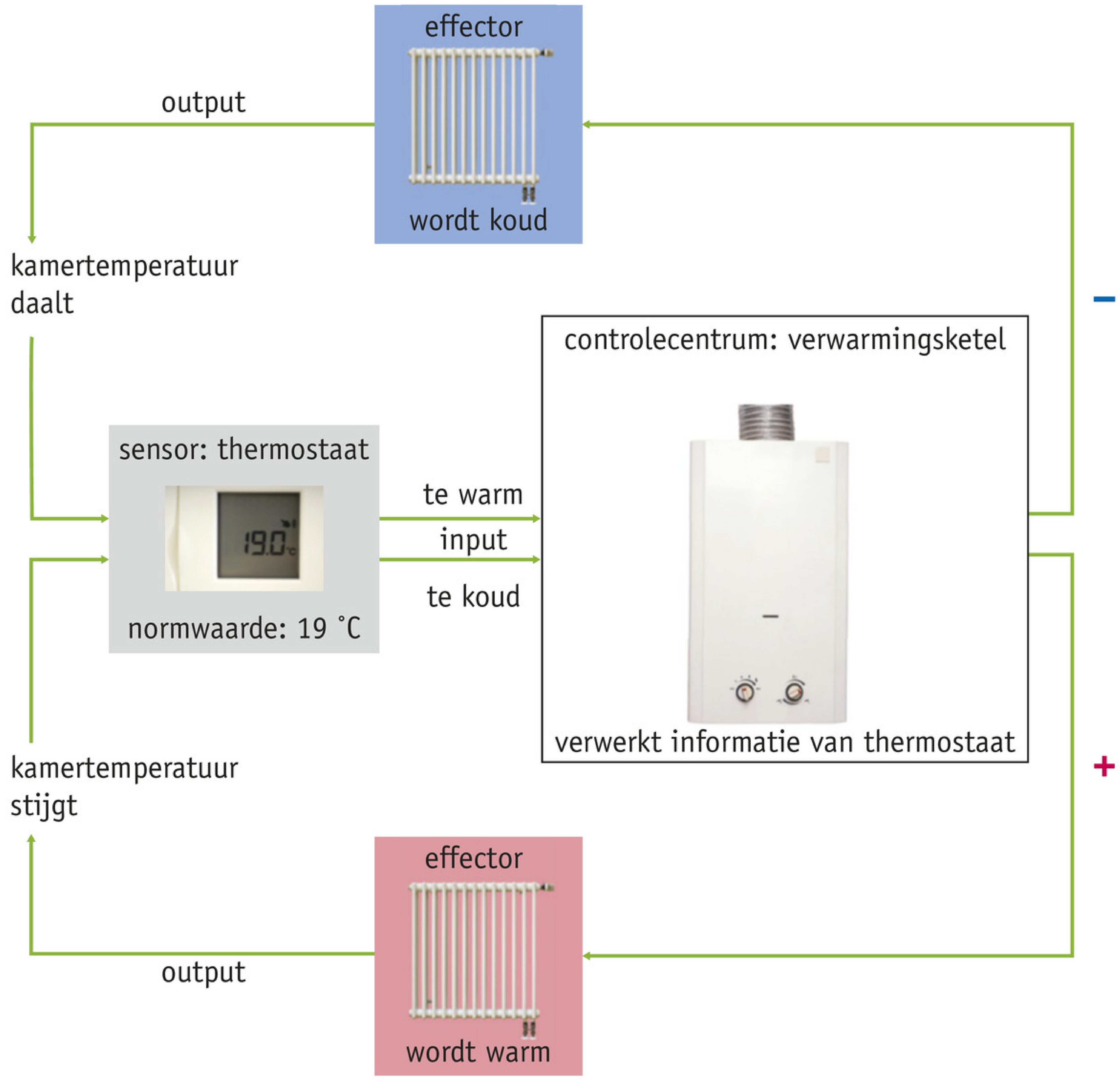
Elk organisme neemt stoffen op uit de omgeving en geeft stoffen af aan de omgeving. Waarom neem je zuurstof, voedsel en water op uit je omgeving en geef je koolstofdioxide, urine, ontlasting, zweet en warmte eraan af?

HOMEOSTASE
Je lichaam handhaaft factoren zoals de zuurstofconcentratie en glucose-concentratie in het bloed, de osmotische waarde van lichaamsvloeistoffen en de lichaamstemperatuur rondom een bepaalde waarde. Dit is de **normwaarde**.
Je normale lichaamstemperatuur schommelt rondom een normwaarde van 37 °C doordat factoren zoals de omgevingstemperatuur en activiteiten je lichaamstemperatuur steeds beïnvloeden. Hier is sprake van een **dynamisch evenwicht**. Dit wordt in stand gehouden door een **regelkring**. Het in stand houden van een dynamisch evenwicht in het inwendige milieu van organismen noem je **homeostase** (Grieks: *homoios* = gelijk; *stasis* = toestand).

REGELKRINGEN
In de techniek worden ook regelkringen gebruikt. Bijvoorbeeld om in een huis de kamertemperatuur te regelen met behulp van centrale verwarming. Dit systeem bestaat uit radiatoren, een thermostaat en een verwarmingsketel. Om een min of meer constante temperatuur in huis te kunnen handhaven, vormen deze delen samen een regelkring die bestaat uit een sensor, een controlecentrum en een effector (= uitvoerder) (zie afbeelding 1). De thermostaat is de sensor en staat bijvoorbeeld afgesteld op 19 °C (normwaarde). De thermostaat geeft een signaal af aan de verwarmingsketel (het controlecentrum) wanneer de temperatuur in de kamer lager wordt dan 19 °C. De verwarmingsketel verwarmt water en pompt dat naar de effector: de radiator. De temperatuur in de kamer stijgt. Wanneer de temperatuur in de kamer hoger is dan 19 °C, geeft de sensor geen signaal meer af aan de verwarmingsketel. De temperatuur van de radiator daalt en de kamertemperatuur gaat omlaag.
Wanneer een toename van het resultaat (stijging van de temperatuur) een remming van het proces veroorzaakt, spreek je van **negatieve terugkoppeling** (negatieve feedback). Een afname van het resultaat (daling van de temperatuur) veroorzaakt een stimulering van het proces. In afbeelding 1 is dit aangegeven met – en +. Op deze manier blijft de temperatuur in de kamer ongeveer 19 °C.
Bij een regelkring waarin een toename van het resultaat het proces versterkt, spreek je van **positieve terugkoppeling** (positieve feedback). Een voorbeeld hiervan bij de mens is de oxytocineregelkring bij de bevalling. Wanneer aan het eind van de zwangerschap het progesterongehalte bij de moeder daalt, neemt de productie van het hormoon oxytocine toe. Oxytocine zorgt voor regelmatige samentrekkingen van de baarmoeder: de weeën. Door de weeën wordt het hoofdje van de baby tegen de uitgang van de baarmoeder gedrukt. Dat leidt tot meer afgifte van oxytocine met als gevolg meer en krachtigere weeën. Hierdoor neemt de druk van het hoofdje nog meer toe en daardoor de productie van oxytocine.

Bij meercellige organismen hebben de meeste cellen geen direct contact met het **uitwendige milieu** (de omgeving) doordat ze worden omgeven door andere cellen. Tussen de cellen van een weefsel bevindt zich weefselvloeistof. Samen met het bloed vormt de weefselvloeistof het **inwendige milieu** van een organisme. Tussen het inwendige en het uitwendige milieu bevindt zich ten minste één cellaag. De inhoud van darmen, longen en blaas hoort bij het uitwendige milieu.
Homeostatische regelkringen in je lichaam zorgen ervoor dat de omstandigheden in het inwendige milieu niet te veel veranderen. De zuurstofconcentratie, glucoseconcentratie en osmotische waarde van weefselvloeistof en bloed veranderen voortdurend, maar schommelen steeds rondom de normwaarde.
Homeostase is een voorbeeld van zelfregulatie van een organisme.

Afb. 1 Een voorbeeld van een regelkring: het verwarmingssysteem in een huis.



opdrachten

1 a Wat betekent homeostase?
b Wat is een regelkring?
c Op welk organisatieniveau vindt homeostase plaats?

2 Bij een direct dynamisch evenwicht is de input van stoffen en energie gelijk aan de output. Bij een indirect dynamisch evenwicht wordt een evenwichtssituatie hersteld nadat een bepaalde waarde is overschreden. Volgens welke variant van een dynamisch evenwicht wordt de homeostase in een organisme gehandhaafd? Leg je antwoord uit.

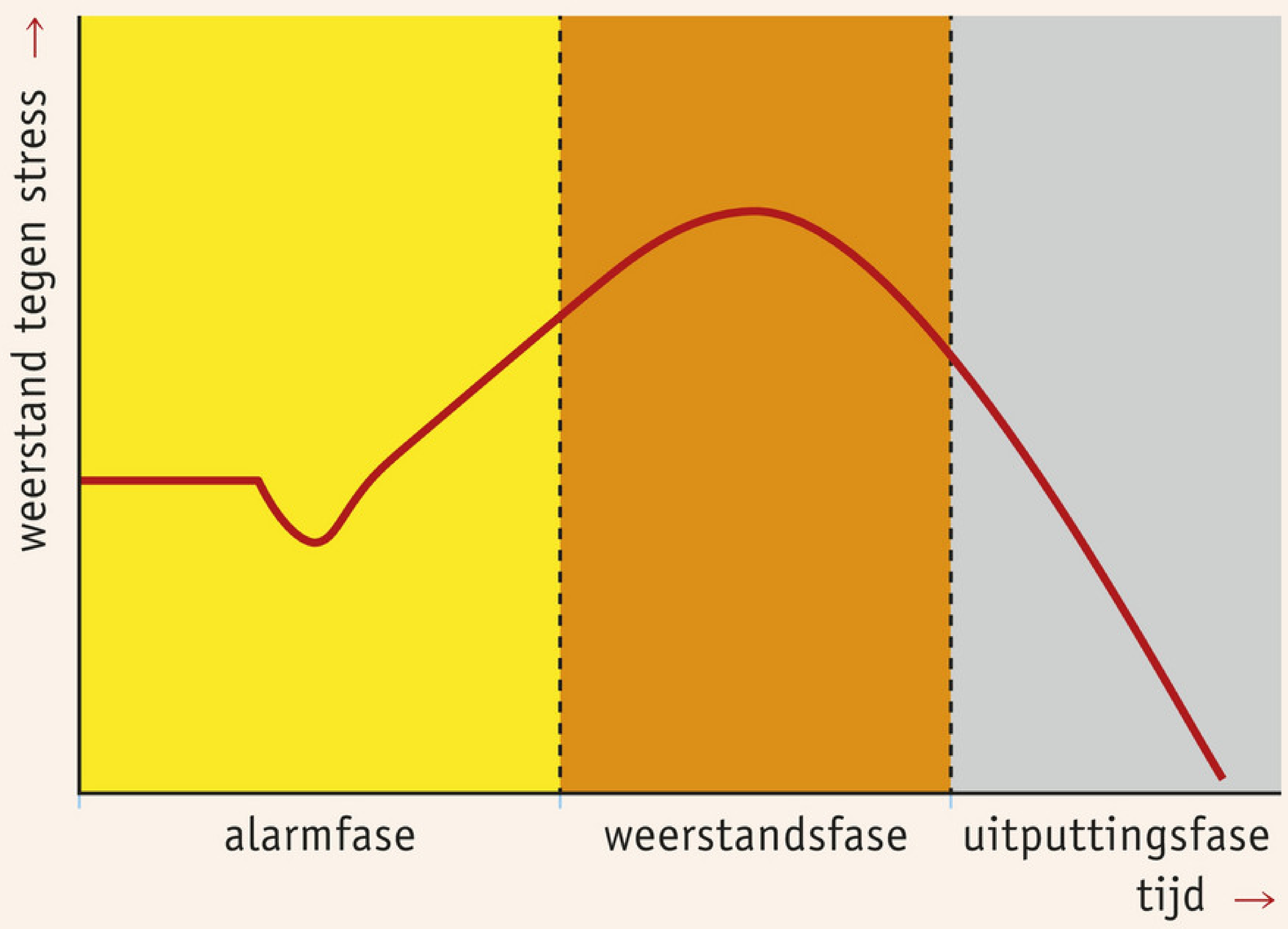
3 Hoe stopt de oxytocineregelkring bij een vrouw die zwanger is? Leg je antwoord uit.

CONTEXT Wetenschap

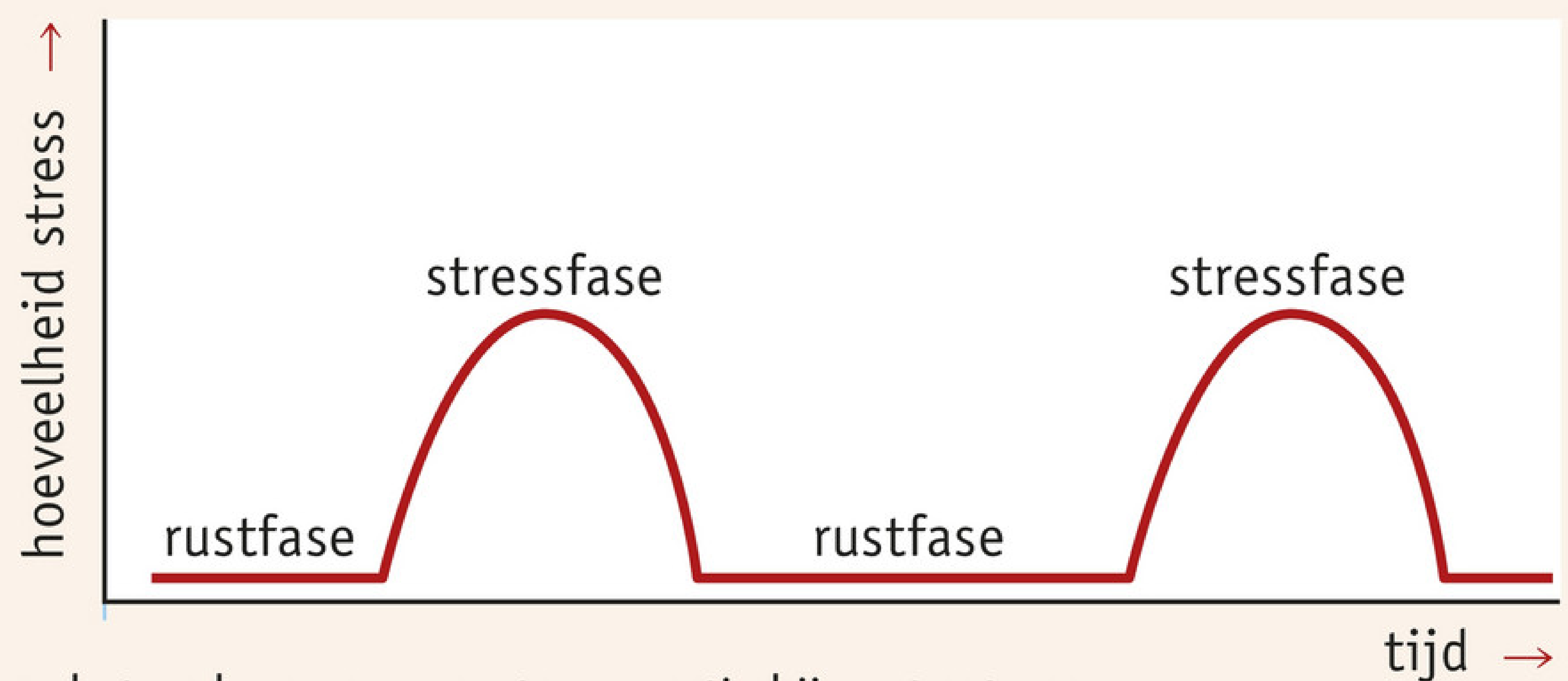
Het verloop van stressreacties

Uit wetenschappelijk onderzoek is gebleken dat zo'n 30% van alle vwo-scholieren last heeft van stressreacties zoals vermoeidheid en concentratieproblemen. Bij 15% is het stressprobleem chronisch, wat uiteindelijk kan leiden tot psychische stoornissen zoals een depressie, paniekaanvallen of een burn-out.
De endocrinoloog János Hugo Bruno Selye ontdekte dat een stressreactie volgens een vast patroon verloopt. Hij onderscheidde drie fasen bij het verloop van een stressreactie (zie afbeelding 2.1). Na het doorlopen van deze fasen keert de weerstand van het lichaam tegen stress na een tijdje weer terug naar het normale niveau. Bij chronische stress volgen de stressreacties elkaar te snel op (zie afbeelding 2.3). Het lichaam heeft dan te weinig tijd om te herstellen en raakt vervolgens uitgeput. Dit kan uiteindelijk leiden tot psychische stoornissen.

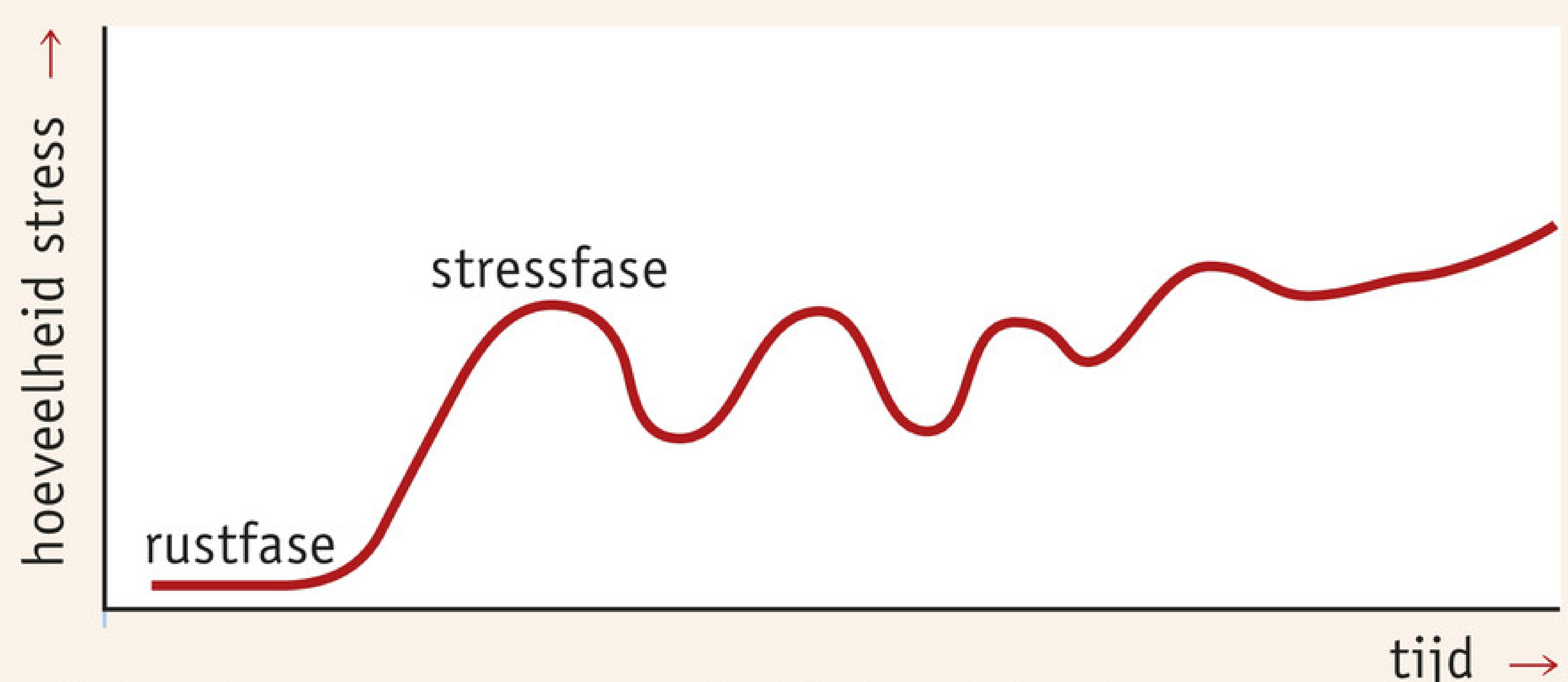
▼ **Afb. 2** Fasen bij stressreacties.



1 het verloop van een stressreactie



2 het verloop van een stressreactie bij acute stress



3 het verloop van een stressreactie bij chronische stress

opdracht

4 Mensen ervaren stress als de invloed van de veroorzakers van stress (stressoren) toeneemt.

a Noteer vijf stressoren die bij jou een stressreactie veroorzaken.

b Bekijk afbeelding 2.1.
In welke fase van de stressreactie bevind je je als:
1 de bronnen van energie tegen de stressor opraken?
2 je lichaam ervoor zorgt dat je zo weerbaar mogelijk bent zodra je met een stressor te maken krijgt?
3 je lichaam meer energie vrijmaakt waardoor de weerstand voor de stressor stijgt en je energie opgaat aan het bieden van weerstand tegen de bron van stress?

c Afbeelding 2.2 en 2.3 geven het verloop van stressreacties bij acute stress en bij chronische stress.
In welk geval is er sprake van positieve terugkoppeling? Leg je antwoord uit.

Leerdoelen

- Je kunt beschrijven op welke manieren hormonen de cellen van weefsels en organen kunnen beïnvloeden.
- Je kunt de werking van hormoonklieren en hun hormonen beschrijven en afleiden hoe doelwitorganen daarop reageren.

2 Hormonale regulatie

Wanneer je lichaam geslachtshormonen gaat maken, kom je in de puberteit. Hormonen zijn nodig voor het regelen van lichaamsprocessen. Maar wat gebeurt er als je lichaam te veel hormonen aanmaakt? Zo ontstaat bijvoorbeeld reuzengroei door hormonen die de groei regelen.

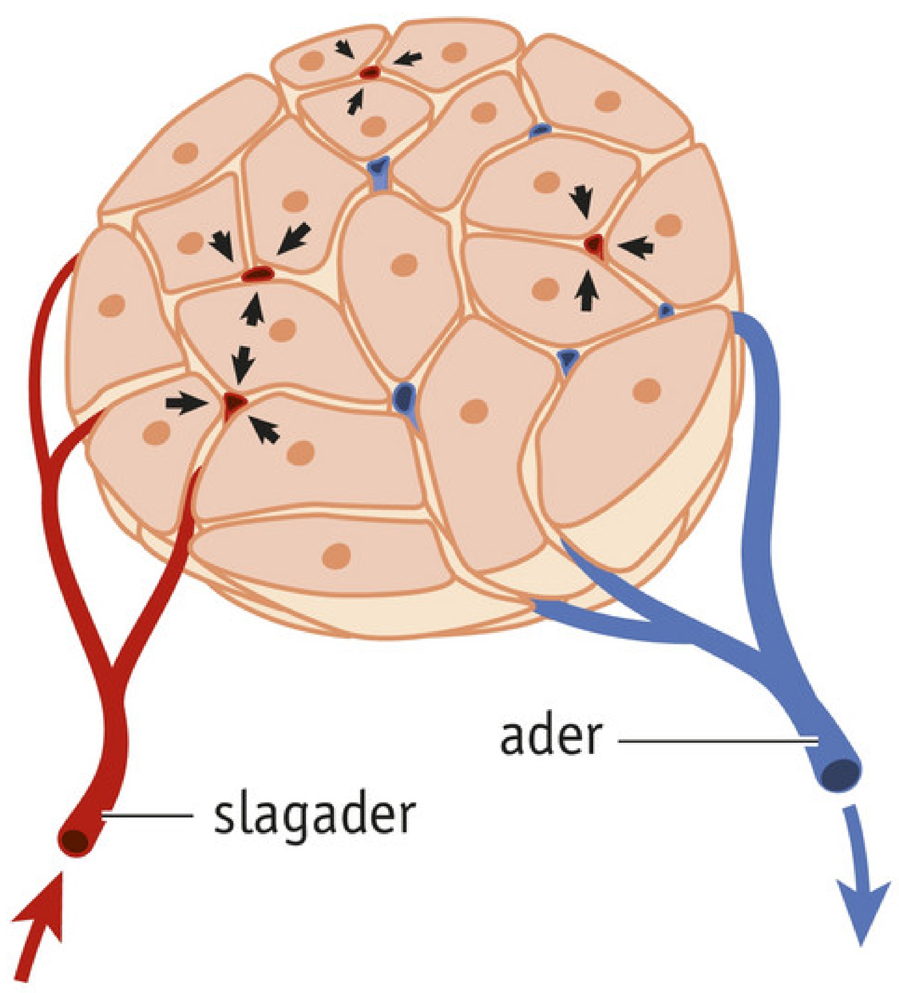
HORMONEN

Voor homeostase in meercellige organismen is communicatie tussen cellen nodig. In organismen vindt communicatie tussen cellen plaats via **signaalmoleculen** (**signaalstoffen**). Zelfs over grote afstanden is met signaalmoleculen communicatie mogelijk tussen de cellen van een organisme.
De signaalmoleculen die de cellen van hormoonklieren afgeven, zijn **hormonen**. Ze worden afgegeven aan het bloed dat door de hormoonklier stroomt. Je noemt hormoonklieren daarom ook wel **endocriene klieren** (zie afbeelding 3.1). De afgifte van hormonen door de hormoonklier heet secretie. Klieren met een afvoerbuis heten **exocriene klieren** (zie afbeelding 3.2). Zweetklieren en speekselklieren geven hun product af via een afvoerbuis. Dat heet excretie of uitscheiding.

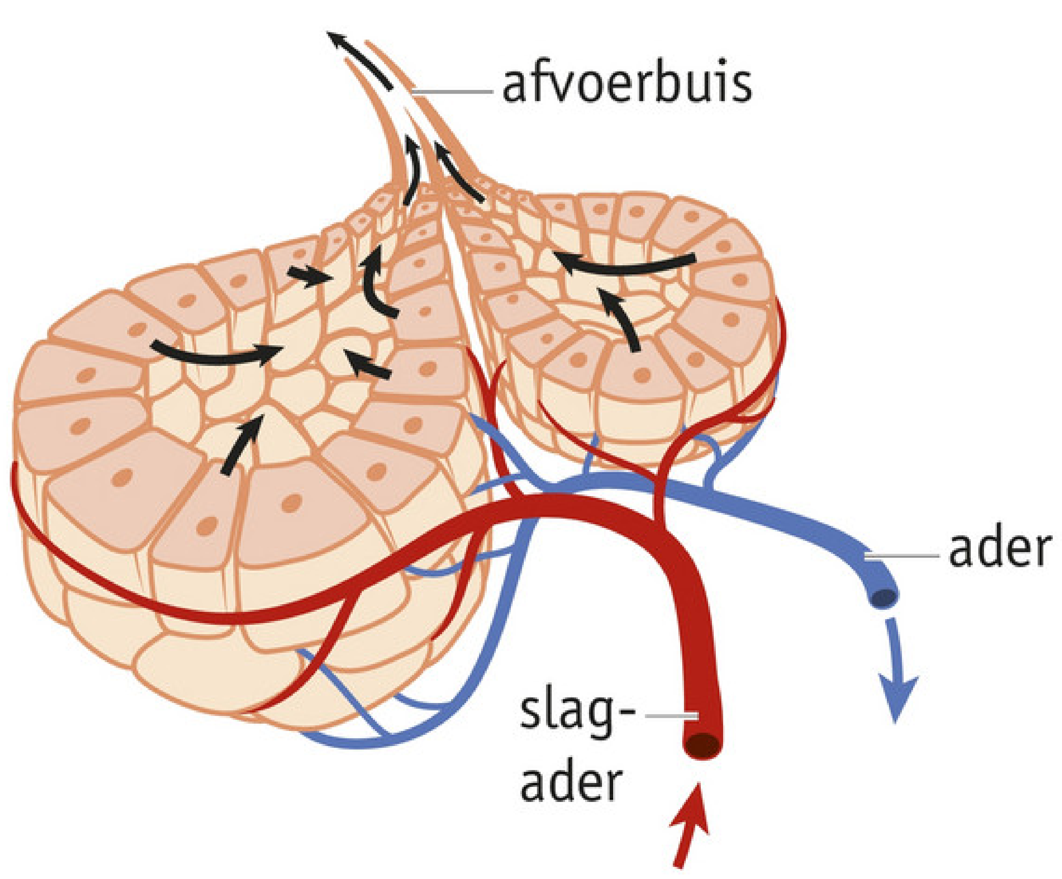
DOELWITORGANEN

Het bloed transporteert hormonen door het lichaam. Vanuit de bloedvaten gaan hormonen via de weefselvloeistof naar alle cellen van een organisme. De hormonen zijn alleen werkzaam in organen waarvan de cellen **receptoren** bezitten waaraan het hormoon kan binden: de **doelwitorganen** (zie afbeelding 4). De binding kan in de cellen van deze organen een reactie op gang brengen of een reactie stoppen. De mate van reactie van een doelwitorgaan wordt onder andere bepaald door de hormoonconcentratie (**hormoonspiegel**) in het bloed en door het aantal hormoonreceptoren voor een bepaald hormoon op de cellen in het doelwitorgaan. Een hormoon kan processen in meerdere doelwitorganen regelen. Doordat hormonen vaak lang in het bloed en in het weefsel van doelwitorganen aanwezig blijven, houden de effecten lang aan. Hormonen reguleren onder andere geleidelijke processen die uitwerking hebben op het hele lichaam, zoals de groei en ontwikkeling, stofwisseling en voortplanting.

▼ **Afb. 3** Klieren.

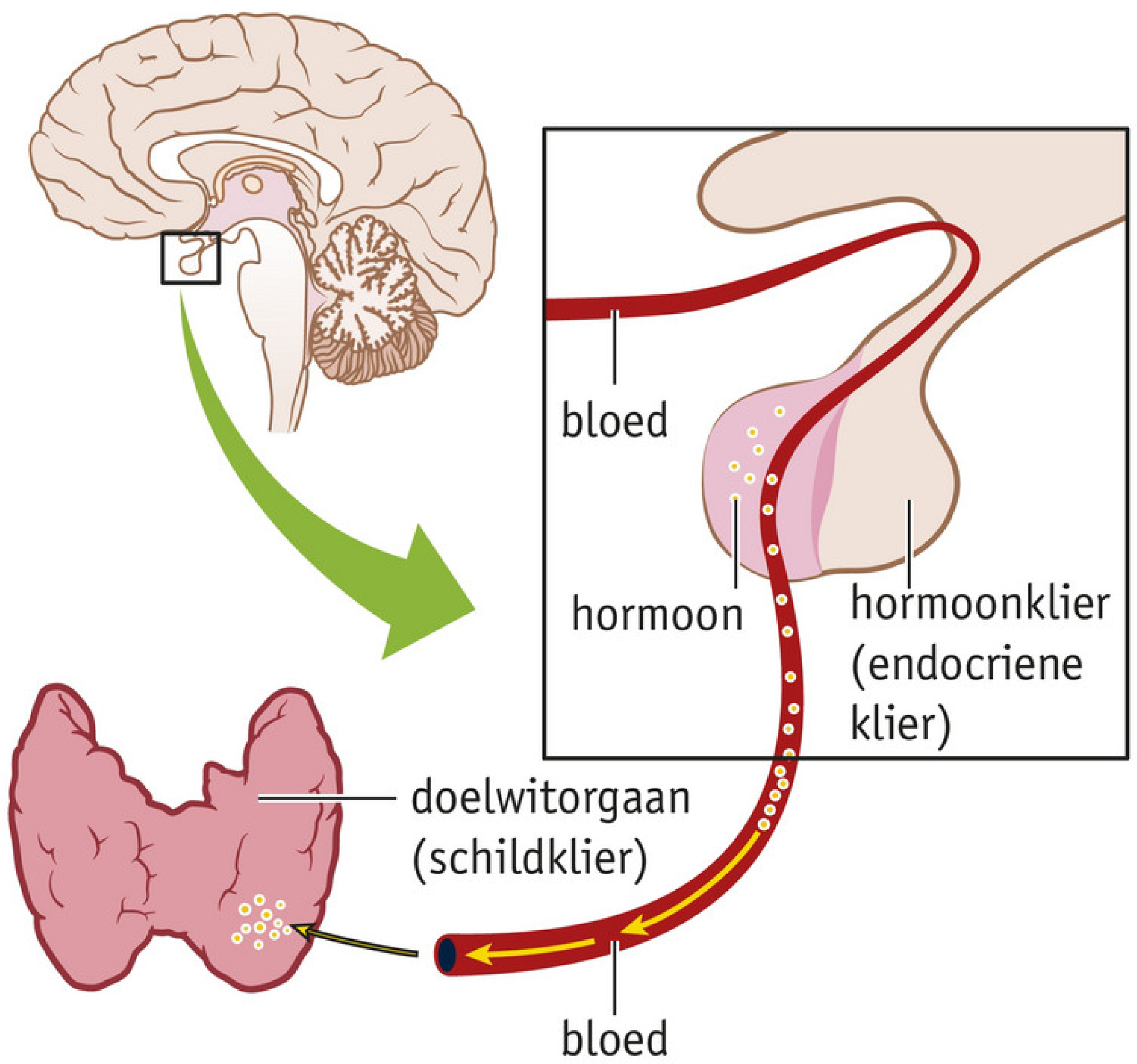


1 endocriene klier



2 exocriene klier

▶ **Afb. 4** Een endocriene klier (hormoonklier) met doelwitorgaan.



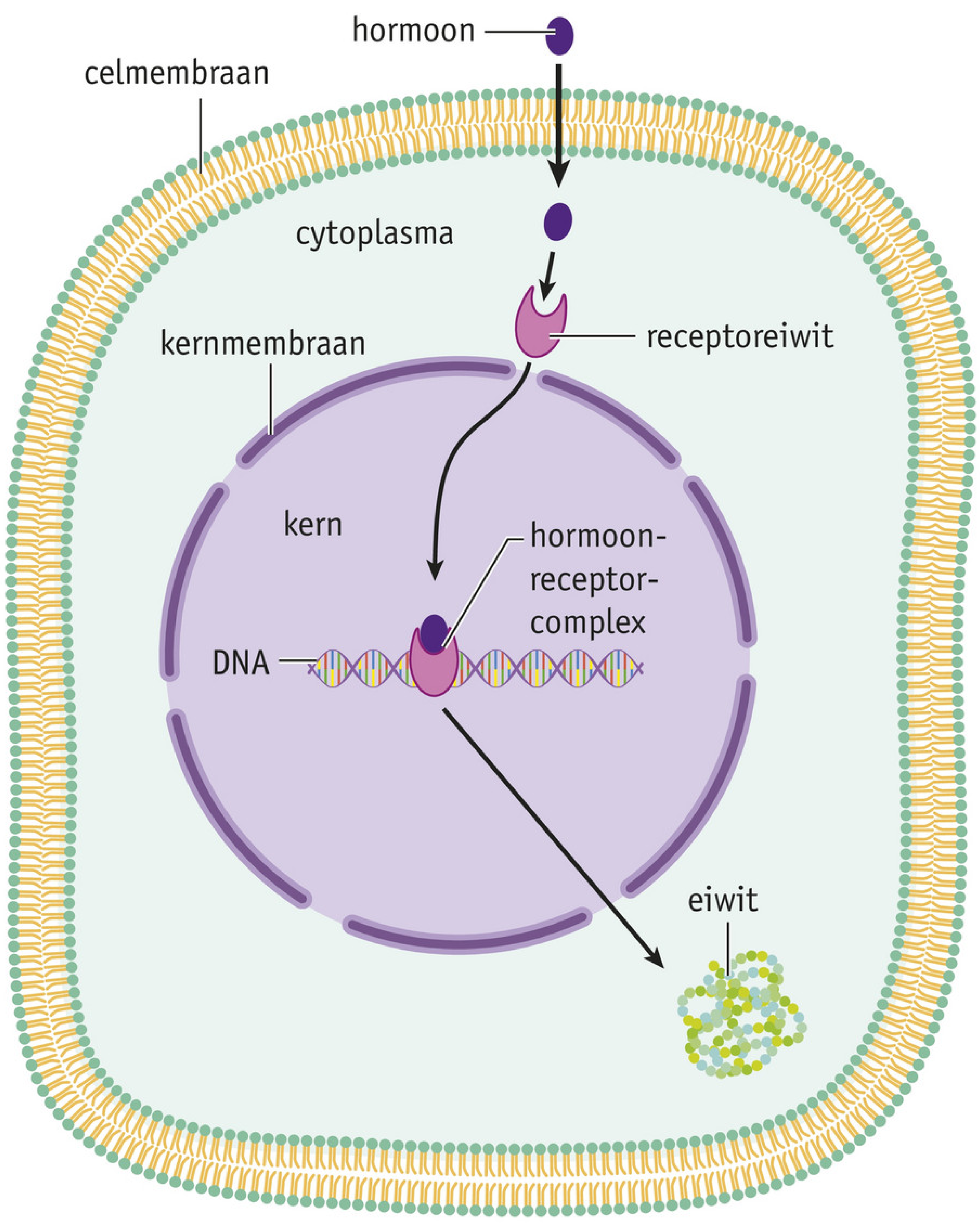
De werking van hormonen

Sommige hormonen worden door de cellen van een doelwitorgaan opgenomen. Wanneer een hormoon in het cytoplasma komt, bindt het hormoon meestal aan een receptoreiwit. Hierdoor ontstaat een **hormoon-receptorcomplex** (zie afbeelding 5.1). Het hormoon-receptorcomplex komt via een kernporie in het kernplasma en kan dan bepaalde genen in het DNA aan- of uitzetten. Wanneer een gen aan staat, kan de cel eiwitten maken die bijvoorbeeld kunnen dienen als enzym, als hormoon of als receptoreiwit.

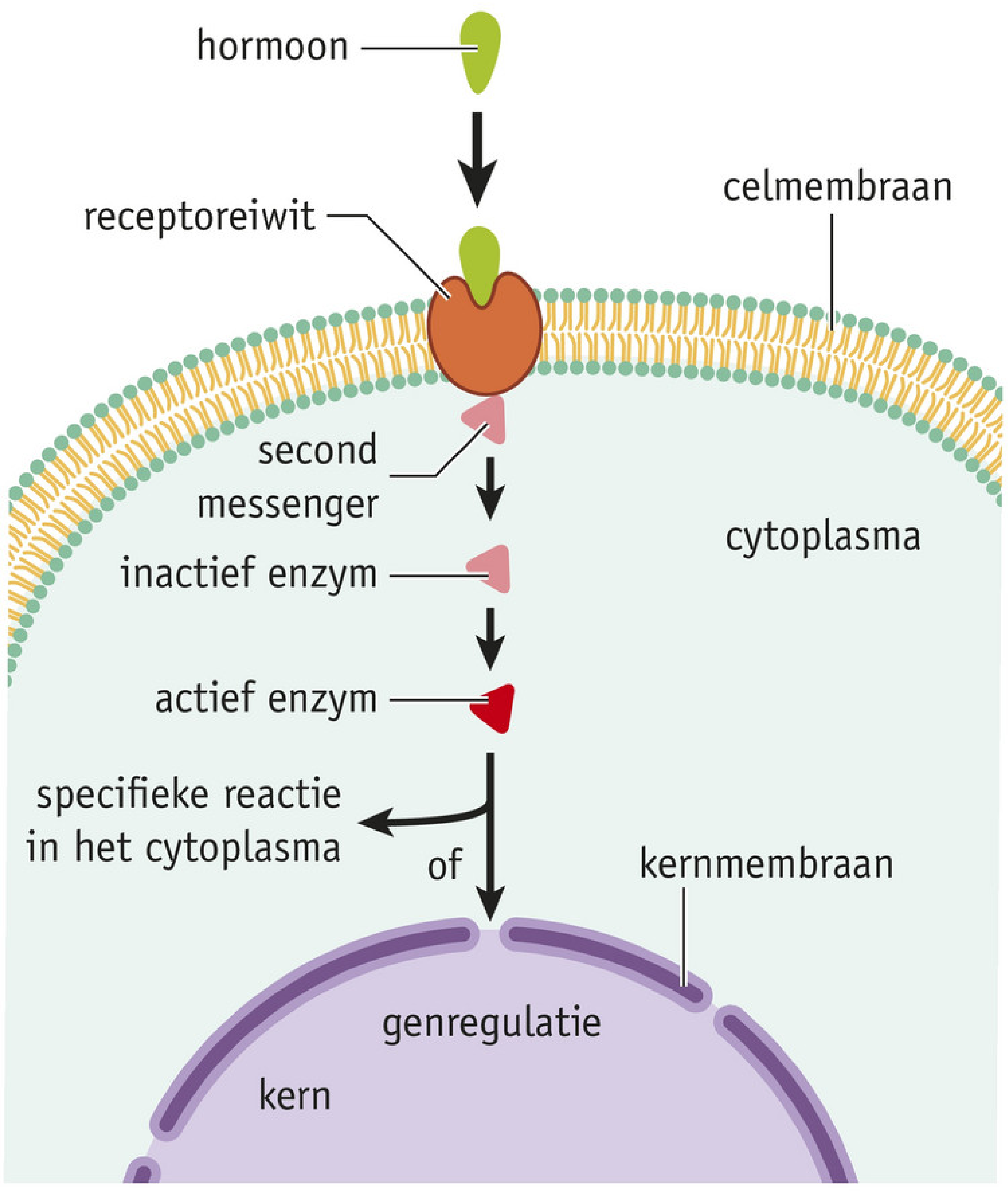
Andere hormonen binden aan een receptoreiwit op het celmembraan van de cellen van een doelwitorgaan (zie afbeelding 5.2). Aan de binnenzijde van het celmembraan wordt dan een bepaald signaalmolecuul gevormd of geactiveerd: de **second messenger**. De second messenger geeft het signaal in de cel door. Zo kan hij bijvoorbeeld een enzym activeren. Het geactiveerde enzym kan het signaal doorgeven aan een volgend signaalmolecuul, een specifieke reactie op gang brengen in het cytoplasma of aanzetten tot genregulatie. Hierover leer je meer in thema 4. Sommige hormonen die wel de cel in kunnen, zoals adrenaline, oefenen ook hun invloed uit via second messengers.

Het signaal van een hormoon dat bindt aan een receptor op het celmembraan, kan in de cel worden versterkt. Door het signaal binnen de cel door te geven van molecuul naar molecuul, worden veel signaalmoleculen geactiveerd of grote hoeveelheden signaalmoleculen geproduceerd. Hierdoor kan een enkel signaal van buiten de cel (extracellulair) een enorme reactie binnen de cel (intracellulair) opwekken. Wanneer een signaal via meerdere schakels in de cel wordt doorgegeven, spreek je van een **signaalcascade** of kortweg **cascade**.

▼ **Afb. 5** Het hormoon-receptorcomplex.



1 de werking van een hormoon dat via het celmembraan de cel binnengaat



2 de werking van een hormoon dat bindt aan een receptoreiwit in het celmembraan

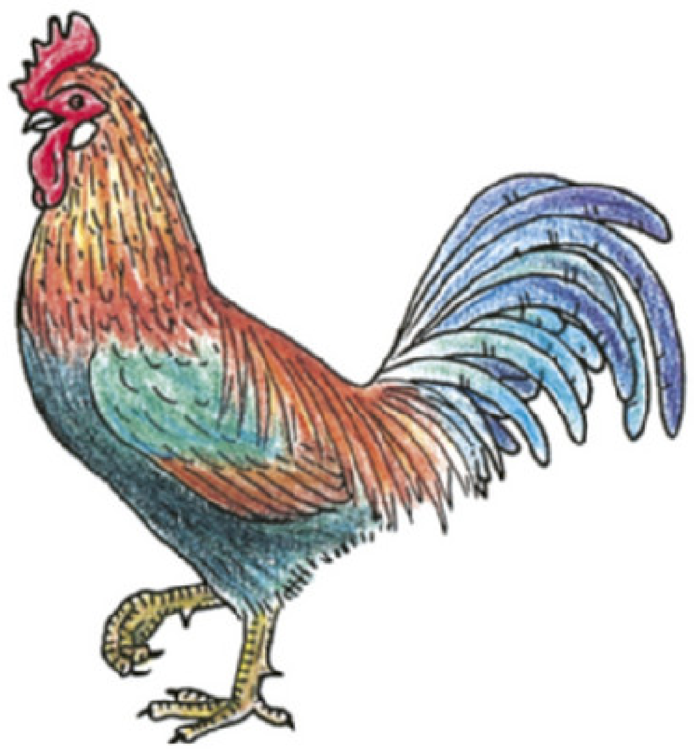
opdrachten

5 **a** Bij communicatie met hormonen kan het even duren voordat de doelwitorganen zijn bereikt. Leg dat uit.
b Waarvan is de mate van reactie van een doelwitorgaan afhankelijk?

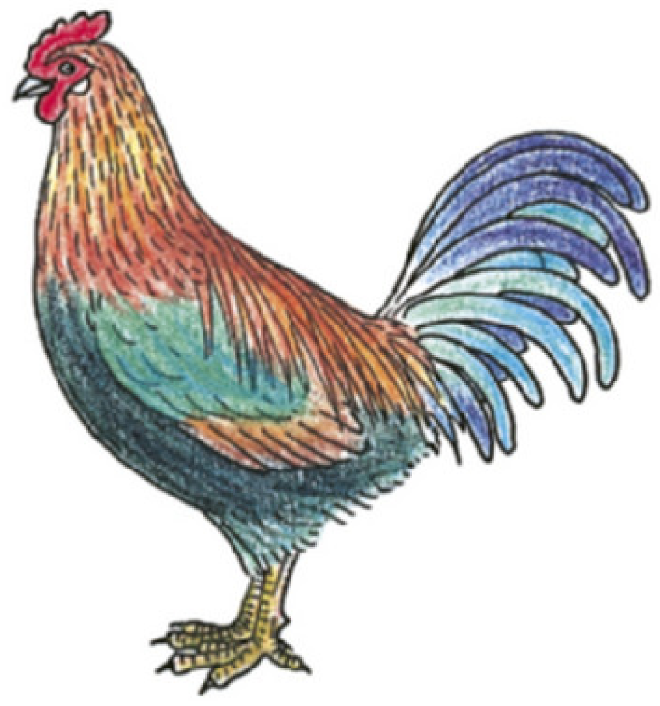
6 In de lever worden hormonen afgebroken.
Leg uit dat deze afbraak noodzakelijk is om een goede regeling van processen mogelijk te maken.

7 De werking van veel hormonen kan worden onderzocht door bij proefdieren hormoonklieren weg te nemen. Na het verwijderen van de testes (castreren) bij jonge haantjes bleek dat zich een aantal secundaire geslachtskenmerken bij deze dieren minder ontwikkelden (zie afbeelding 6). De haantjes kregen onder andere een veel kleinere kam en kleinere sporen aan hun poten dan normaal. Bovendien vertoonden ze een ander, minder 'hanig' gedrag. Als je bij zo'n haantje een testis onder de huid op een goed doorbloede plaats inplant, ontwikkelen de secundaire geslachtskenmerken zich normaal. Dit gebeurt ook als je een haantje inspuit met een vloeistof die is verkregen door het fijnwrijven van een testis.
a Welke conclusie kun je trekken uit de proeven met gecastreerde hanen?
b Als een onderzoeker een gelabeld (radioactief gemerkt) hormoon bij een proefdier inspuit, blijkt na enige tijd dat dit hormoon niet homogeen over het lichaam van het proefdier is verdeeld. De hormonen komen in bepaalde organen in relatief hoge concentraties voor.
Welke conclusie kun je hieruit trekken?

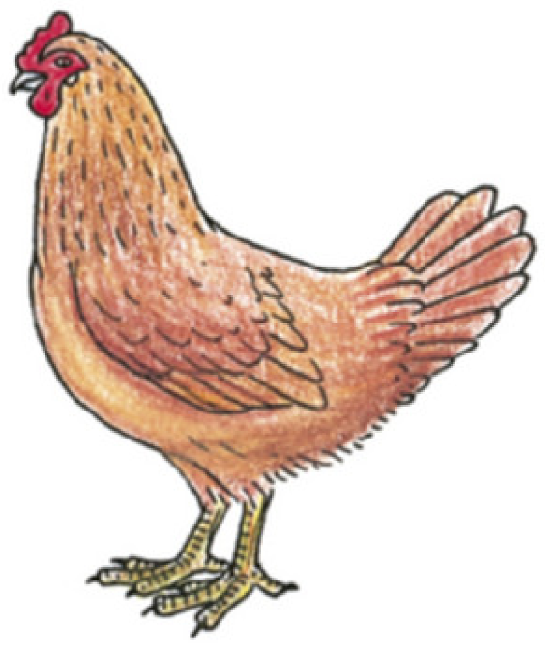
▼ **Afb. 6** Proef met gecastreerde hanen.



1 een haan



2 een haan na het verwijderen van de testes



3 een hen

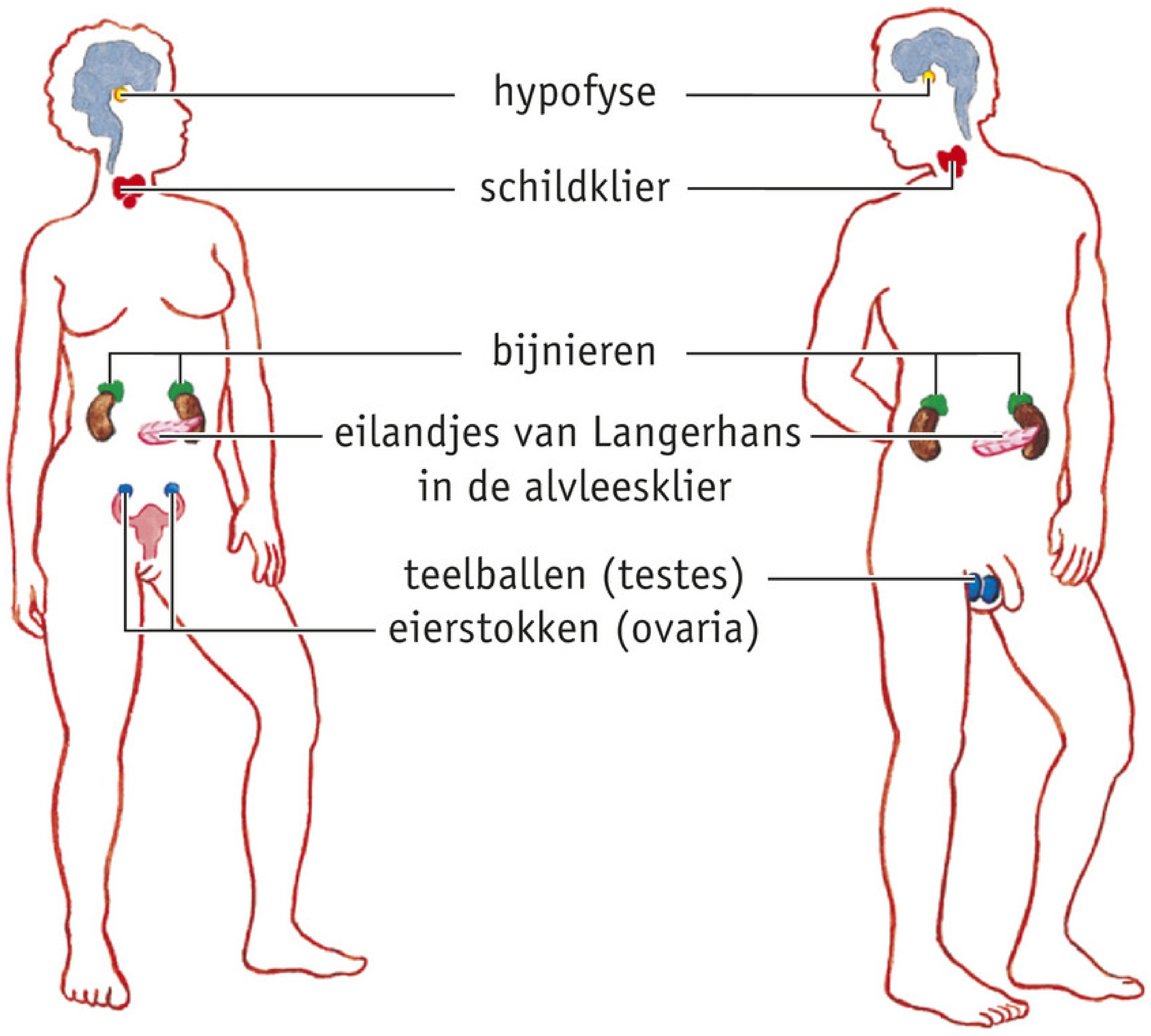
8 In de eierstok van een vrouw rijpt maandelijks een follikel onder invloed van follikelstimulerend hormoon (FSH). Door de invloed van FSH beginnen meerdere follikels te rijpen. De follikel met de meeste hormoonreceptoren bereikt een voorsprong op de andere. In deze follikel ontstaan in korte tijd nog meer hormoonreceptoren waaraan hormonen kunnen binden.
a Is dit een voorbeeld van negatieve of van positieve terugkoppeling? Leg je antwoord uit.
b Hoe kunnen door invloed van hormonen de cellen van een rijpende follikel nieuwe receptoren vormen?

9 Een voorbeeld van een oestrogeen hormoon is oestradiol. Dit hormoon hecht aan een receptor in het cytoplasma van de cel.
Noem twee kenmerken van het oestradiolmolecuul waardoor het ongehinderd het celmembraan kan passeren.

HORMOONKLIEREN

Het **hormoonstelsel** bestaat uit een aantal hormoonklieren. In afbeelding 7 is de ligging van enkele belangrijke hormoonklieren aangegeven.

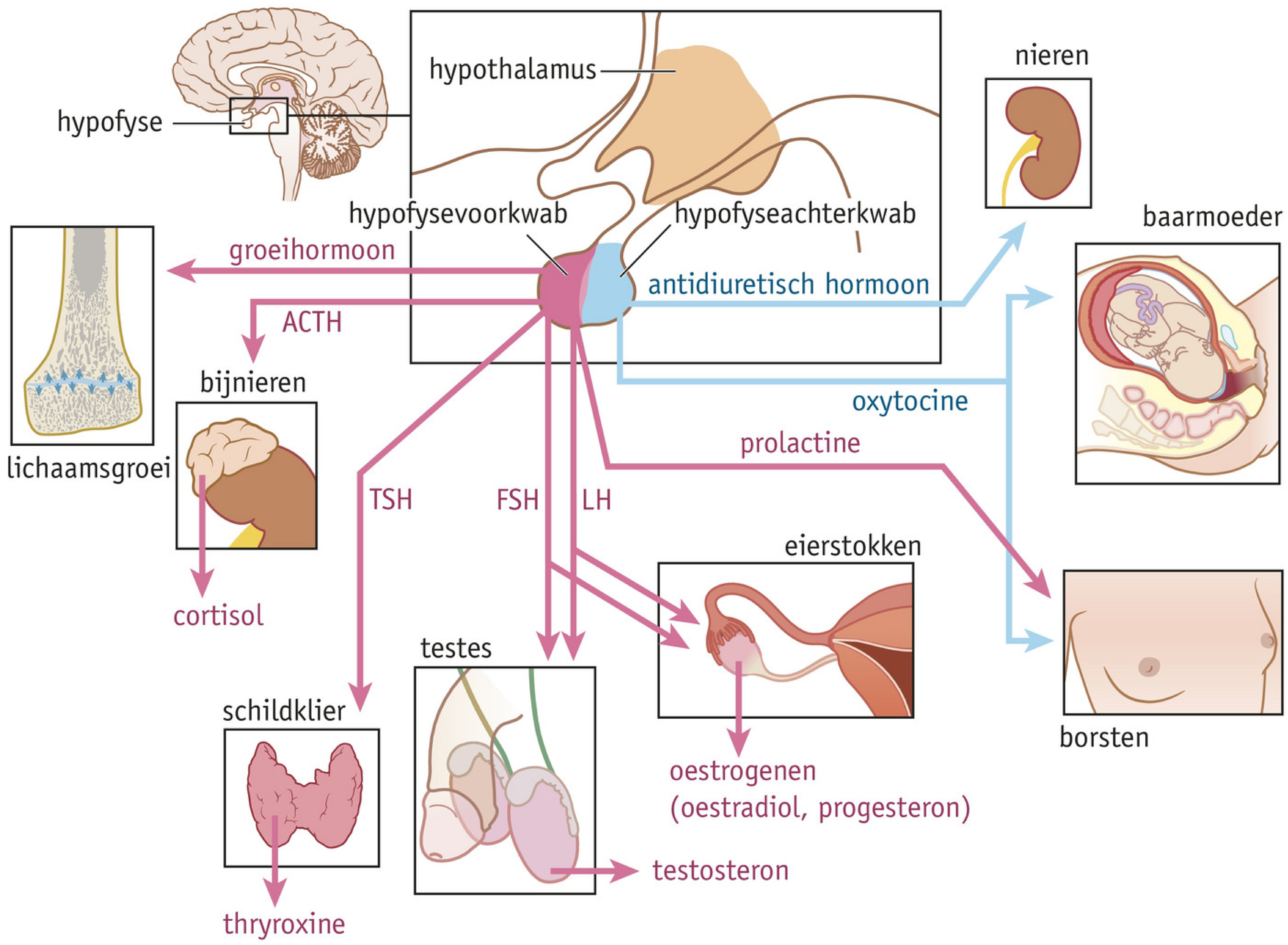
▶ **Afb. 7** De ligging van enkele hormoonklieren.



HYPOFYSE

De **hypofyse** ligt ongeveer in het midden van je hoofd onder je hersenen. Het gedeelte van de hersenen dat net boven de hypofyse ligt, is de **hypothalamus**. De hypofyse bestaat uit de hypofysevoorkwab en de hypofyseachterkwab. De hypofyse produceert verschillende hormonen. Sommige daarvan, zoals thyreoïdstimulerend hormoon (TSH), follikelstimulerend hormoon (FSH) en luteïniserend hormoon (LH), beïnvloeden de werking van andere hormoonklieren (zie afbeelding 8).

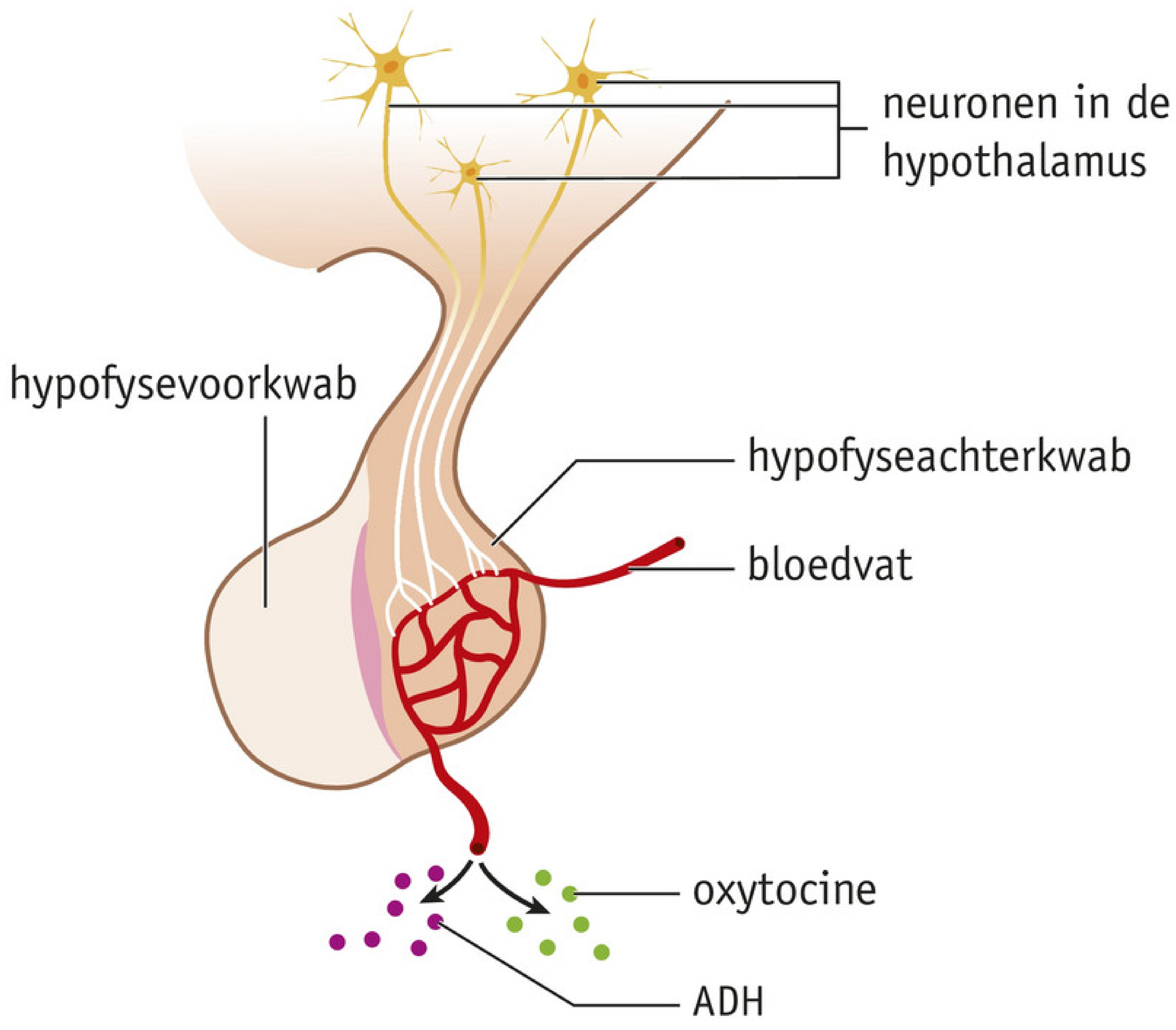
▼ **Afb. 8** De ligging van de hypothalamus en de hypofyse en hormonen uit de hypofyse met hun doelwitorganen.



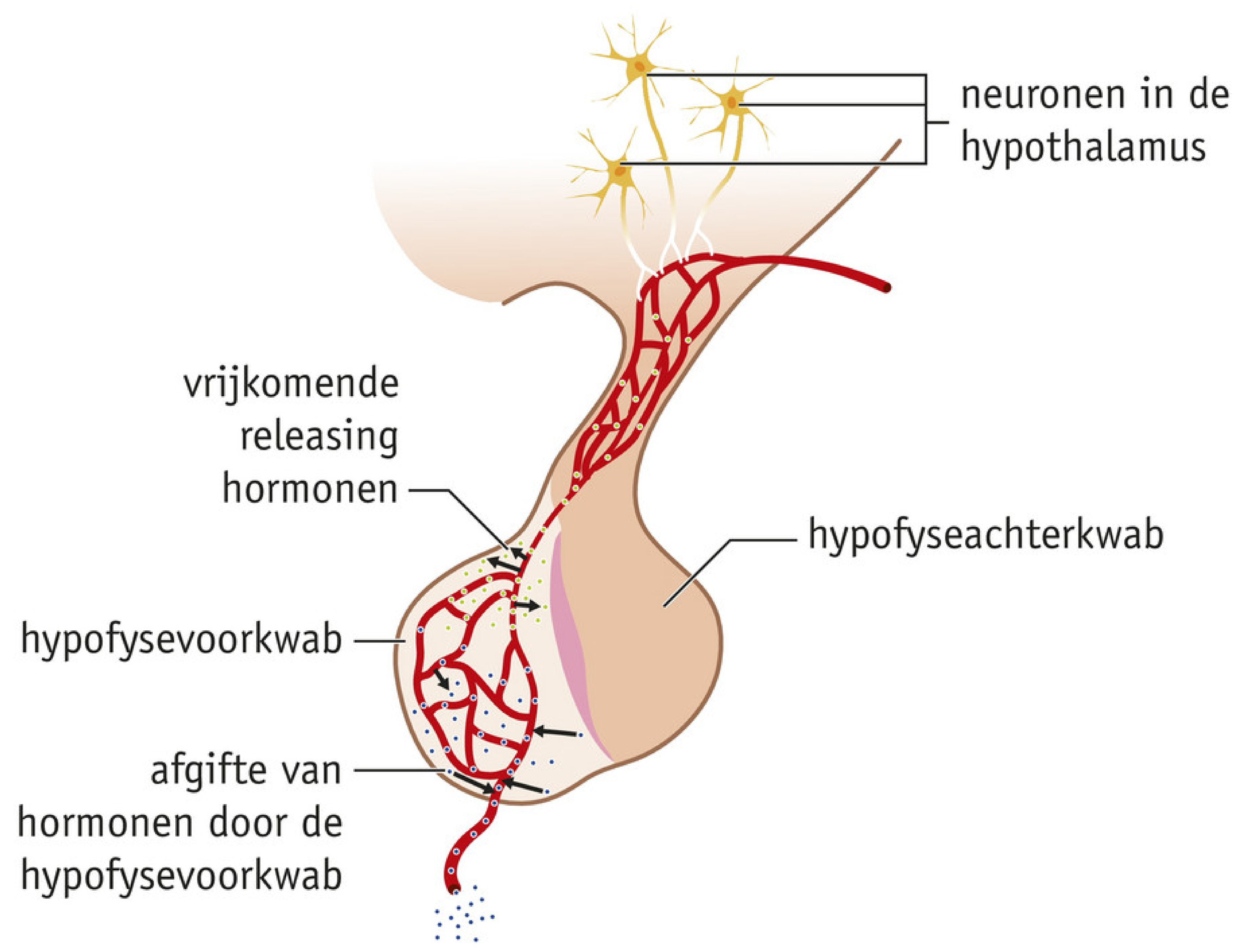
Via de hypothalamus en de hypofyse zijn het zenuwstelsel en het hormoonstelsel met elkaar verbonden. Sommige neuronen (zenuwcellen) in de hypothalamus produceren hormonen. Wanneer hormonen door neuronen worden gevormd, spreek je van **neurosecretie**. De gevormde hormonen heten **neurohormonen**. Oxytocine en antidiuretisch hormoon (ADH) zijn neurohormonen die via de vertakkingen (uitlopers) van neuronen naar de hypofyseachterkwab worden getransporteerd (zie afbeelding 9.1). Ze worden van daaruit afgegeven aan het bloed.

Ook geven neuronen in de hypothalamus twee typen neurohormonen af die de endocriene cellen in de hypofysevoorkwab beïnvloeden: inhibiting hormonen en releasing hormonen. **Inhibiting hormonen** (**IH**) zorgen ervoor dat de endocriene cellen in de hypofysevoorkwab geen hormonen (groeihormoon en prolactine) meer produceren. **Releasing hormonen** (**RH**) stimuleren de endocriene cellen in de hypofysevoorkwab juist om bepaalde hormonen (TSH, FSH, LH, groeihormoon, prolactine en adrenocorticotroop hormoon) te produceren. Inhibiting en releasing hormonen worden afgegeven aan haarvaten en komen via het bloed in de hypofysevoorkwab terecht (zie afbeelding 9.2). Daar stimuleren ze de productie en afgifte van hypofysehormonen. Zo stimuleert TSH releasing factor (TRF) uit de hypothalamus de vorming en afgifte van TSH door de hypofysevoorkwab. TSH beïnvloedt de schildklier.

▼ **Afb. 9** Regulatie en afgifte van hormonen door de hypofyse.



1 hypofyseachterkwab



2 hypofysevoorkwab

▼ **Afb. 10** Dwerggroei en reuzengroei.



HYPOFYSEHORMONEN

Adrenocorticotroop hormoon (ACTH) uit de hypofysevoorkwab wordt onder andere geproduceerd bij stress. Het bevordert de aanmaak van hormonen door de bijnierschors.

Groeihormoon (**GH**) regelt de groei en ontwikkeling. In de puberteit stimuleert het groeihormoon de groei van beenderen. Als de hypofyse te veel groeihormoon produceert, kan dat reuzengroei veroorzaken. Produceert de hypofyse te weinig groeihormoon, dan kan dwerggroei ontstaan (zie afbeelding 10).

Sommige hormonen uit de hypofyse spelen een belangrijke rol bij de voortplanting. FSH en LH uit de hypofysevoorkwab beïnvloeden de ovaria en testes. **Prolactine** speelt een rol bij het vergroten van de melkklieren. Het stimuleert ook de productie van melk door de melkklieren in de borsten. Het vrijkomen van **oxytocine** uit de hypofyseachterkwab stimuleert het ontstaan van weeën aan het einde van de zwangerschap en tijdens de geboorte. Na de geboorte zorgt oxytocine bij het zogen voor de melksecretie uit de melkklieren in de borsten. Oxytocine is ook verantwoordelijk voor het ontstaan van een band tussen moeder en kind en tussen partners. Het wordt daarom ook wel het 'hechtingshormoon' genoemd.
Het **antidiuretisch hormoon** (**ADH**) regelt de resorptie van water in de nieren bij de vorming van urine (diurese = urineproductie). Hierdoor kan de hoeveelheid water worden geregeld die de nieren via de urine uitscheiden. De osmotische waarde van het bloed blijft daardoor min of meer constant.

opdrachten

10 De hypofyse kun je het 'regelcentrum' van het hormoonstelsel noemen.
- **a** Leg dit uit.
- **b** De hypofyseachterkwab is eigenlijk een voortzetting van de hypothalamus. Leg dit uit.

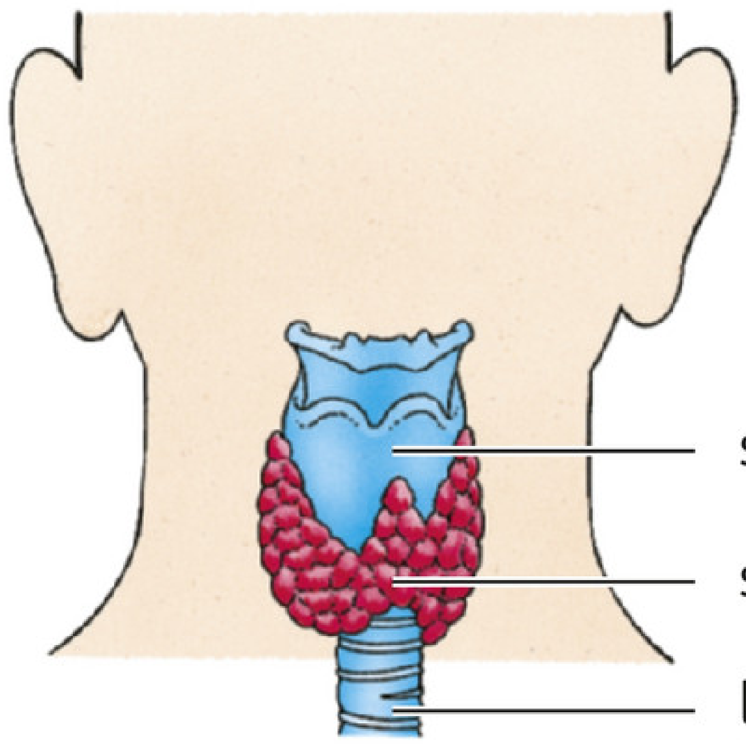
Afb. 11 Een persoon met acromegalie.



11 Bij acromegalie (zie afbeelding 11) blijft de hypofyse van een persoon groeihormoon produceren. De oorzaak hiervan is meestal een goedaardig gezwel dat zich in de hypofyse heeft ontwikkeld. Een volwassen persoon heeft alleen groeihormoonreceptoren in de weefsels van zijn handen, voeten en gezicht.
Wat zijn de gevolgen van een te hoge productie van groeihormoon bij een volwassen persoon?

12 Het hormoon prolactine wordt tijdens de zwangerschap onderdrukt door progesteron uit de placenta. Na de bevalling stijgt de prolactinespiegel in het bloed van de moeder en komt de melkproductie op gang. Wanneer de baby drinkt aan de borst, prikkelt dit de gevoelige zenuwuiteinden in de tepel. De hersenen van de moeder krijgen dan een signaal om de prolactineafgifte te verhogen. Dit zorgt ervoor dat er voldoende melk voor de volgende voeding wordt gemaakt.
- **a** De hypothalamus geeft een neurohormoon af dat de hypofysevoorkwab aanzet tot de productie van prolactine. Hoe noem je dit type hormoon?
- **b** Noteer van de regelkring, hypothalamus-hypofyse-melkklier, de sensor, het controlecentrum en de effector.
- **c** Is de afgifte van prolactine een voorbeeld van negatieve of positieve terugkoppeling? Leg je antwoord uit.
- **d** Wanneer de borst te lang vol blijft, neemt een bepaalde stof in de moedermelk toe. De hersenen krijgen dan het signaal om de afgifte van prolactine te verminderen.
 Moeders kunnen het best stoppen met het geven van borstvoeding door het in een paar weken langzaam af te bouwen. Zo geeft een moeder haar baby steeds minder voedingen per dag.
 Leg uit hoe dat de afgifte van prolactine en de productie van melk beïnvloedt.

▼ **Afb. 12** De ligging van de schildklier.



SCHILDKLIER

De **schildklier** ligt in de hals, voor het strottenhoofd, tegen de luchtpijp aan (zie afbeelding 12). De schildklier produceert onder andere **thyroxine** (of **schildklierhormoon**). Dit hormoon beïnvloedt de stofwisseling, vooral door de verbranding van glucose te stimuleren. Bij kinderen stimuleert thyroxine ook de groei en ontwikkeling van het beenderstelsel en de ontwikkeling van het centrale zenuwstelsel.
TSH uit de hypofyse stimuleert de vorming van schildklierweefsel, de opname van jodium door de schildkliercellen en de productie en secretie van thyroxine. Jodium is noodzakelijk voor de vorming van thyroxine. Thyroxine remt de productie en secretie van TSH.
Als de schildklier te veel thyroxine produceert, neemt de intensiteit van de stofwisseling toe. Dat kan onder meer leiden tot gewichtsverlies, toename van de eetlust en rusteloosheid. Als de schildklier te weinig thyroxine produceert, neemt de intensiteit van de stofwisseling af. Dat kan leiden tot gewichtstoename en vermoeidheid. Je krijgt het dan ook snel koud. Bij kinderen blijven dan de ontwikkeling van het centrale zenuwstelsel en de lichamelijke ontwikkeling achter. Een te lage productie van thyroxine vanaf de geboorte kan leiden tot dwerggroei. Deze vorm van dwerggroei gaat vaak gepaard met een beperkte geestelijke ontwikkeling.

opdrachten

13 In de eerste week na de geboorte krijgen baby's in Nederland een hielprik. Het bloed wordt onderzocht op een aantal zeldzame ziekten. Een van deze ziekten is congenitale hypothyreoïdie (CHT of CH). Een kind met CHT maakt te weinig thyroxine aan doordat de schildklier afwezig is of doordat de schildklier niet goed werkt.
- **a** Wat zijn de gevolgen voor een kind als CHT niet wordt behandeld?
- **b** Welke stof kun je toedienen om CHT te behandelen?
- **c** Waardoor verloopt de ontwikkeling van een baby met CHT vóór de geboorte normaal?
- **d** Heeft een kind met CHT veel of weinig TSH in zijn bloed? Leg je antwoord uit.

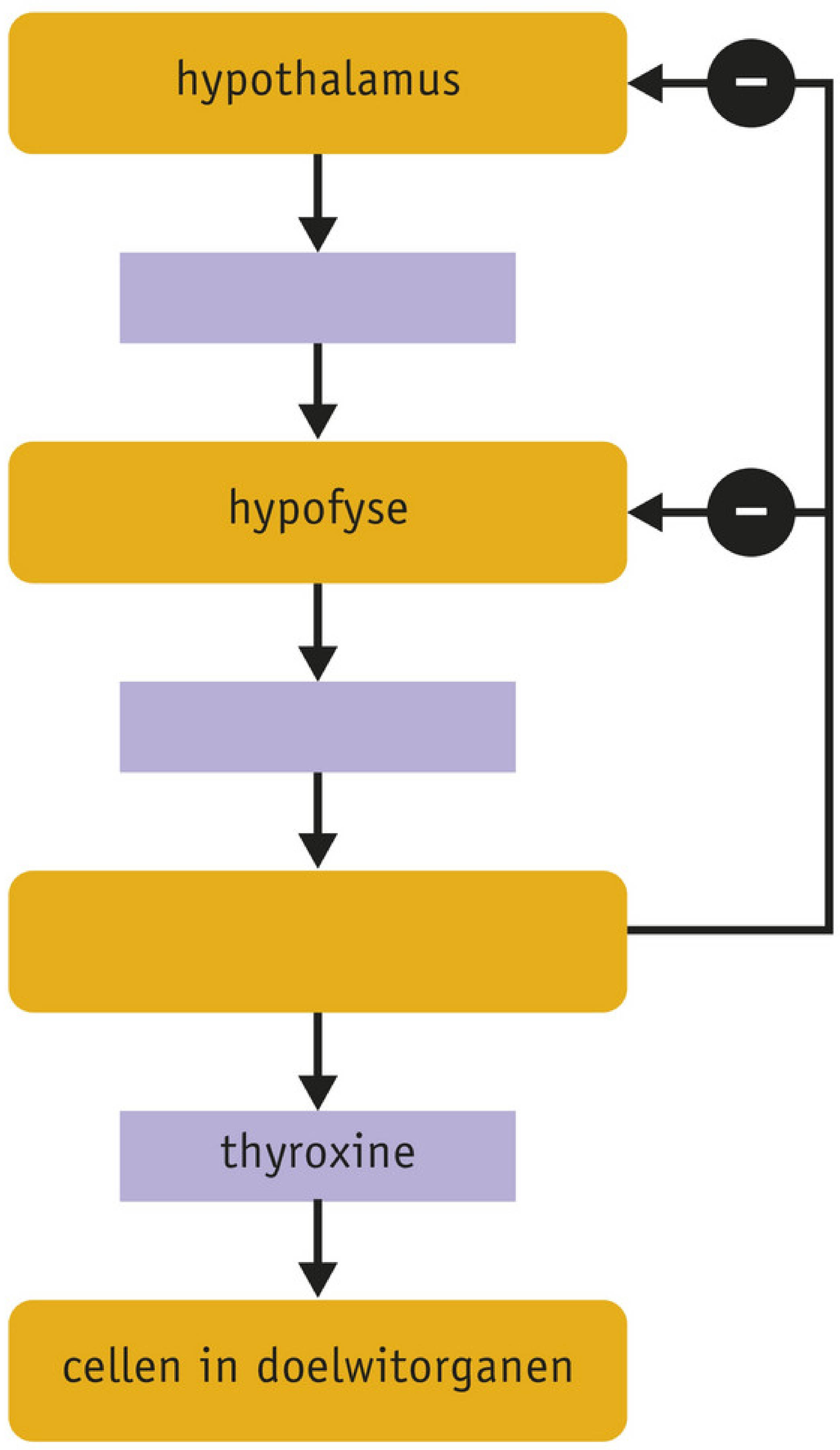
▼ **Afb. 13** Een struma.



14 Op advies van de Nederlandse Gezondheidsraad gebruiken de meeste bakkers in Nederland bakkerszout bij het bakken van brood. Dit is gewoon keukenzout waaraan een beetje jodium is toegevoegd.
- **a** Leg uit waarom de Nederlandse Gezondheidsraad dit advies geeft.
- **b** Een struma (krop) is een sterk vergrote schildklier bij een volwassen persoon (zie afbeelding 13). Dit kan het gevolg zijn van een te actieve schildklier, van een te weinig actieve schildklier of van een schildkliertumor. Vroeger werd een struma vaak veroorzaakt doordat er te weinig jodium in het voedsel zat. Hoe kan een struma ontstaan door een tekort aan jodium in het voedsel?

15 De TSH-productie kan toenemen als gevolg van een daling van de lichaamstemperatuur.
Leg uit wat hiervan het nut is.

▼ **Afb. 14** Regeling van de thyroxineconcentratie in het bloed door negatieve terugkoppeling.

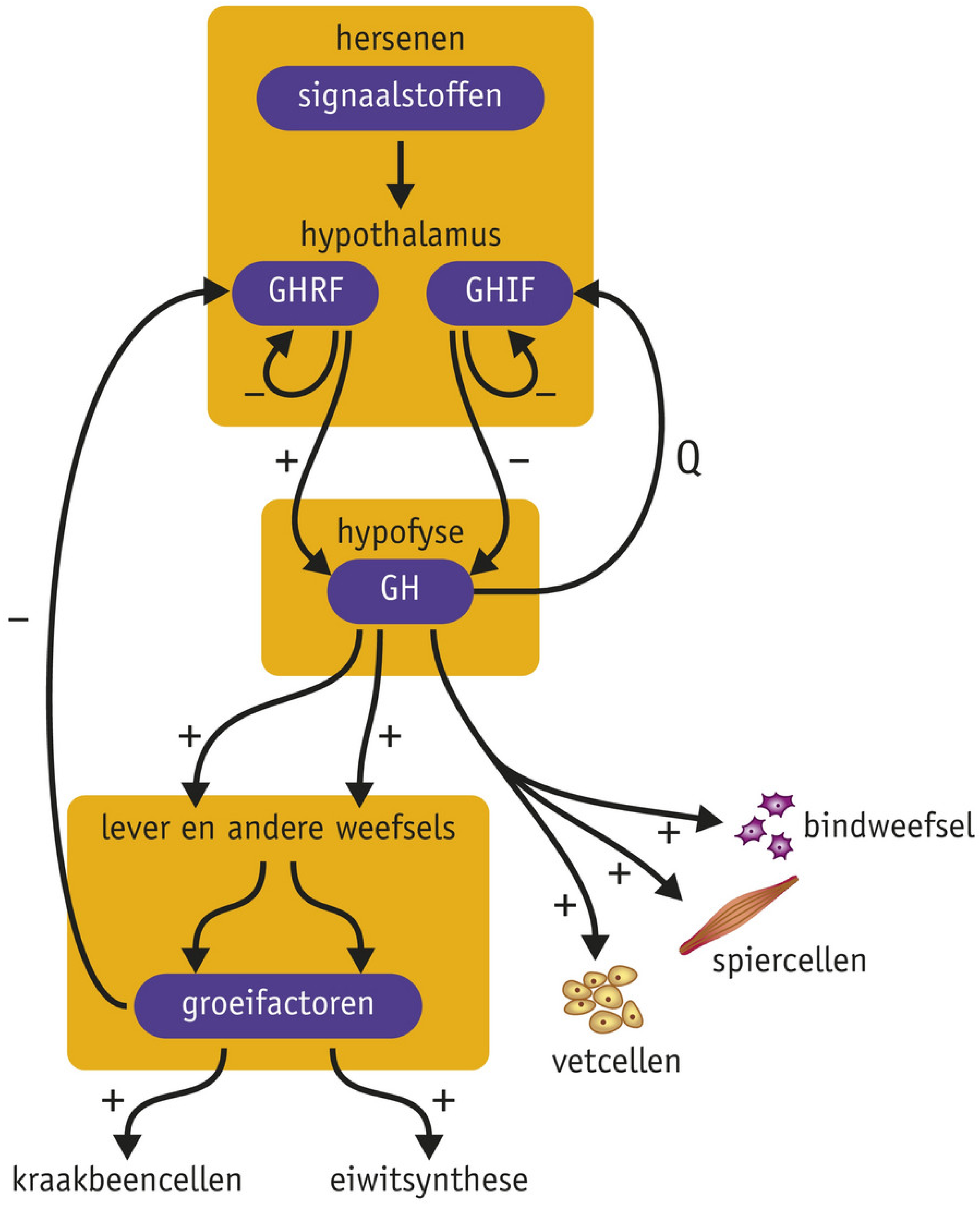


16 Afbeelding 14 is een schematische tekening van de regelkring van de thyroxineproductie. Daarbij treden terugkoppelingsmechanismen (feedback-mechanismen) op.

a Neem het schema van afbeelding 14 over en vul de lege vakjes in.

b Afbeelding 15 is een schematische weergave van de regeling van groei bij een mens met de terugkoppelingsmechanismen. Enkele bij het groeiproces betrokken hormonen zijn weergegeven. Een pijl is aangegeven met Q. Geeft pijl Q een remming of een stimulering aan of is dat niet te bepalen? Leg je antwoord uit.

▼ **Afb. 15** Regeling van de groei bij een mens door negatieve terugkoppeling.



Legenda:
GH = groeihormoon
GHRF = groeihormoon releasing factor (releasing hormoon)
GHIF = groeihormoon inhibiting factor (inhibiting hormoon)
+ = stimuleert
– = remt

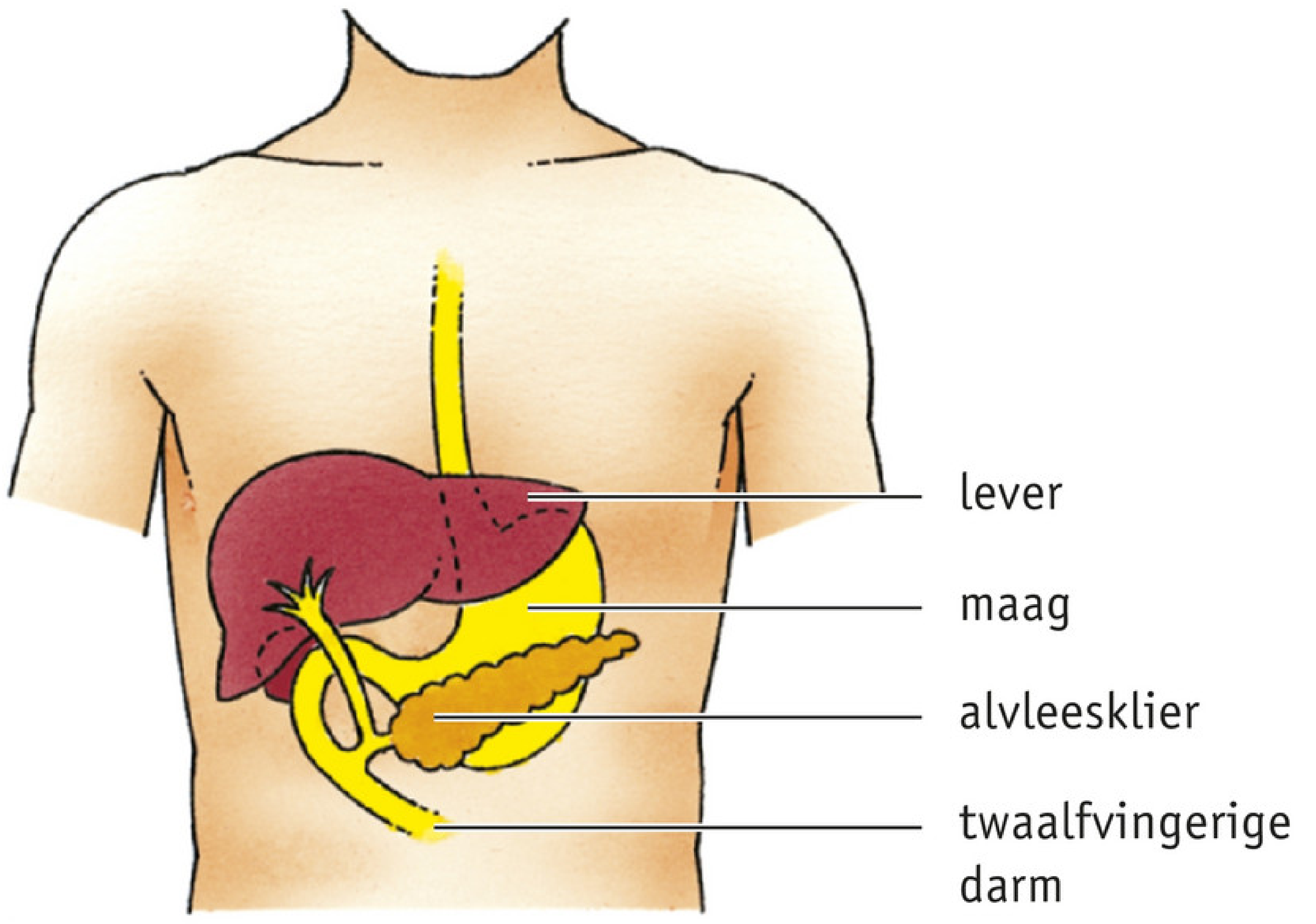
SPIJSVERTERINGSKLIEREN

Kliercellen in de alvleesklier en de maag- en darmwand produceren **spijsverteringshormonen** die de spijsvertering beïnvloeden. Gastrine uit de maagwand stimuleert de maagsapproductie als er voedsel in de maag komt. De wand van de twaalfvingerige darm produceert secretine. Dit hormoon stimuleert de lever tot het produceren van gal en de alvleesklier tot de secretie van natriumwaterstofcarbonaat ($NaHCO_3$). Hierdoor stijgt de pH (zuurgraad) in de twaalfvingerige darm. Cholecystokinine wordt afgegeven door de twaalfvingerige darm en stimuleert de galblaas tot de afgifte van gal en de alvleesklier tot de secretie van enzymen.

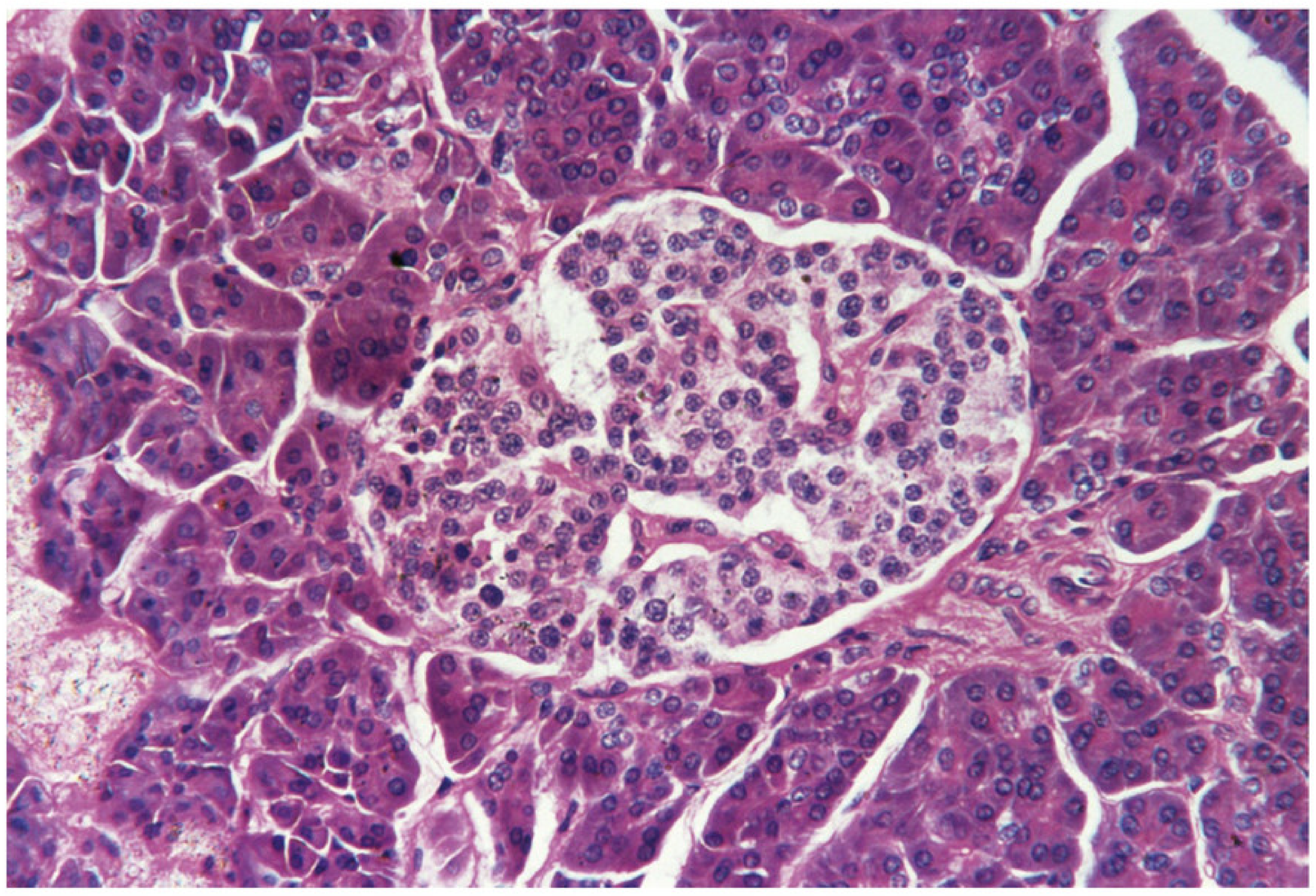
EILANDJES VAN LANGERHANS

De alvleesklier heeft als verteringsklier een exocriene functie. De alvleesklier produceert een spijsverteringssap dat wordt afgegeven aan de twaalfvingerige darm (zie afbeelding 16.1). Verspreid tussen de cellen van de alvleesklier liggen groepjes cellen met een endocriene functie: de **eilandjes van Langerhans** (zie afbeelding 16.2). Hierin komen α-cellen voor die het hormoon **glucagon** produceren en β-cellen die het hormoon **insuline** produceren. Deze hormonen zorgen ervoor dat de glucoseconcentratie in het bloed min of meer constant blijft.

▼ **Afb. 16** De alvleesklier.



1 de ligging van de alvleesklier

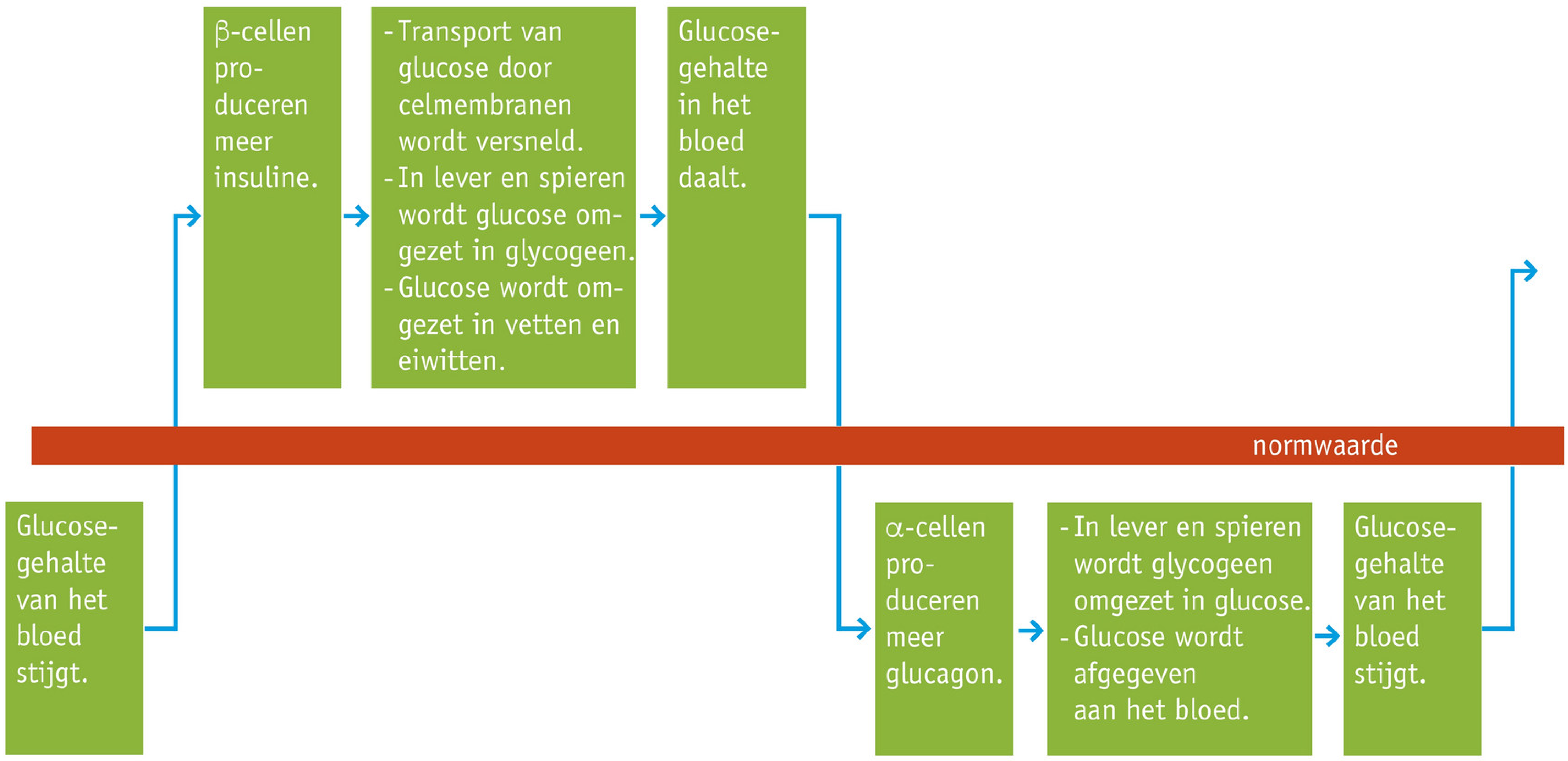


2 een eilandje van Langerhans (vergroting 500×)

De glucoseconcentratie in het bloed noem je ook wel de **bloedsuikerspiegel**. De glucoseconcentratie wordt bij een gezonde persoon gehandhaafd tussen de 4,0 en de 8,0 mmol/L. De normwaarde is 5,0 mmol/L (0,9 g/L).
In je voedsel komen vrijwel altijd koolhydraten voor. Koolhydraten worden in het darmkanaal verteerd, vooral tot glucose. Glucose wordt in de dunne darm opgenomen in het bloed. De glucoseconcentratie in het bloed zal daardoor boven de normwaarde van 5,0 mmol/L stijgen. β-cellen in de eilandjes van Langerhans gaan dan meer insuline produceren. Onder invloed van insuline komen er meer glucosetransporteiwitten in het celmembraan. Hierdoor wordt de permeabiliteit (doorlaatbaarheid) van celmembranen voor glucose verhoogd en neemt het transport van glucose door het celmembraan toe. De cellen nemen meer glucose op uit het bloed. Cellen in de lever en in spieren zetten de glucose om in glycogeen. Glycogeen wordt in deze cellen opgeslagen. De glucoseconcentratie in het bloed zal hierdoor dalen. Insuline stimuleert ook de omzetting van glucose in vetten en eiwitten.

Als je een tijdje niet hebt gegeten, kan de glucoseconcentratie in je bloed beneden de normwaarde van 5,0 mmol/L zakken. De α-cellen in de eilandjes van Langerhans produceren dan glucagon. Dit stimuleert in de lever en in spieren de omzetting van glycogeen in glucose en bevordert de afgifte van glucose aan het bloed (zie afbeelding 17). Doordat glucose wordt afgegeven aan het bloed, stijgt de glucoseconcentratie in het bloed.

▼ **Afb. 17** Regulatie van het glucosegehalte in het bloed.



NIEREN EN BIJNIEREN

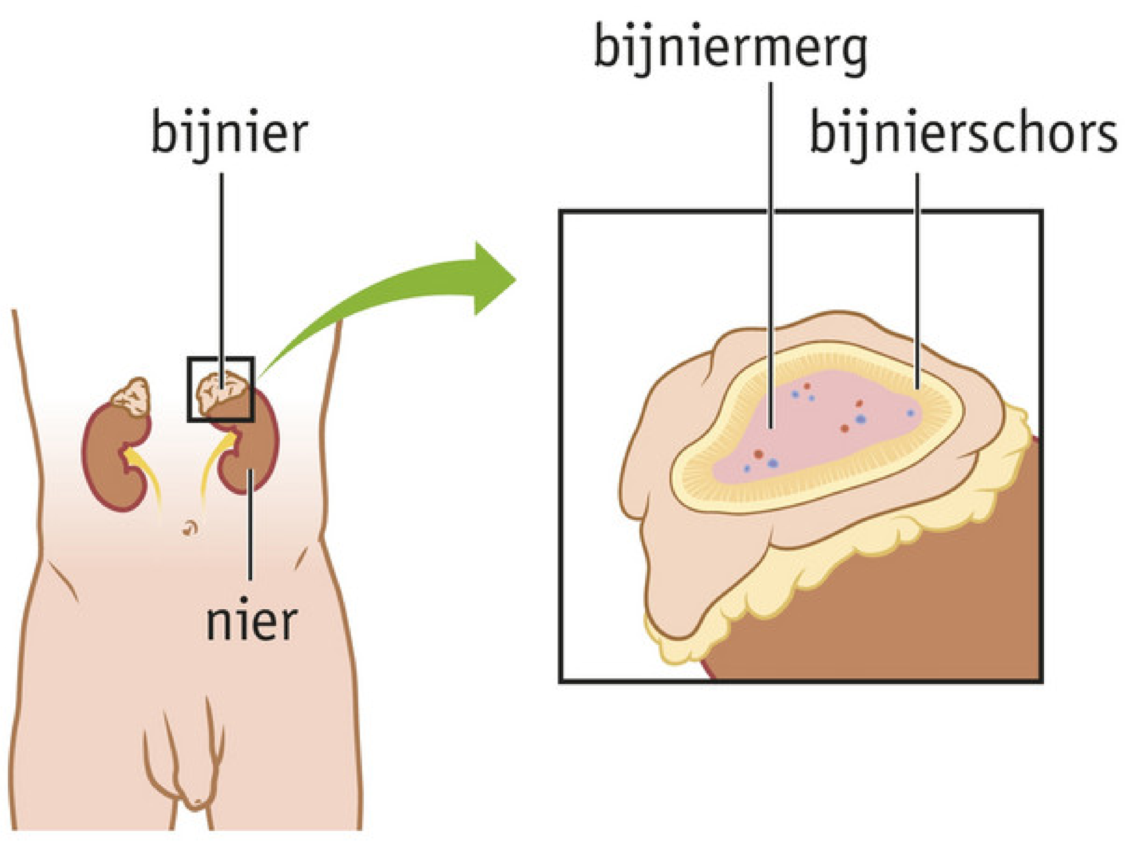
De nieren produceren het hormoon **epo** (**erytropoëtine**) wanneer ze onvoldoende zuurstof krijgen aangevoerd. Dit hormoon stimuleert de productie van rode bloedcellen in het rode beenmerg. Als de zuurstofvoorziening van de nieren hierdoor weer is toegenomen tot de normwaarde, wordt de productie van epo geremd.

De bijnieren liggen als kapjes boven op de nieren. Een bijnier bestaat uit **bijnierschors** en **bijniermerg** (zie afbeelding 18). Bij een stressreactie produceert het bijniermerg **adrenaline**. Adrenaline is een hormoon met een snelle, kortdurende werking en bevordert de stofwisseling. Onder invloed van adrenaline zetten cellen in de lever en in spieren glycogeen om in glucose. Hierdoor stijgt de glucoseconcentratie in het bloed, nemen de hartslag- en ademhalingsfrequentie toe en verwijden de bloedvaten naar de spieren en de hersenen zich.

Organen die niet belangrijk zijn voor een snelle reactie worden geremd, zoals de organen van het verteringsstelsel. Zo stelt adrenaline het lichaam in staat om in stressvolle situaties alert te zijn en snel te kunnen handelen. Bijvoorbeeld wanneer je woedend of angstig bent, wanneer je ergens enorm van schrikt of wanneer je situaties als belastend ervaart.

De bijnierschors wordt door ACTH gestimuleerd om onder andere **cortisol** te produceren. Cortisol komt vrij bij elke vorm van stress en wordt daarom ook wel het stresshormoon genoemd. Cortisol onderdrukt niet alleen de werking van het afweersysteem maar verhoogt ook, net als glucagon, de glucoseconcentratie in het bloed.

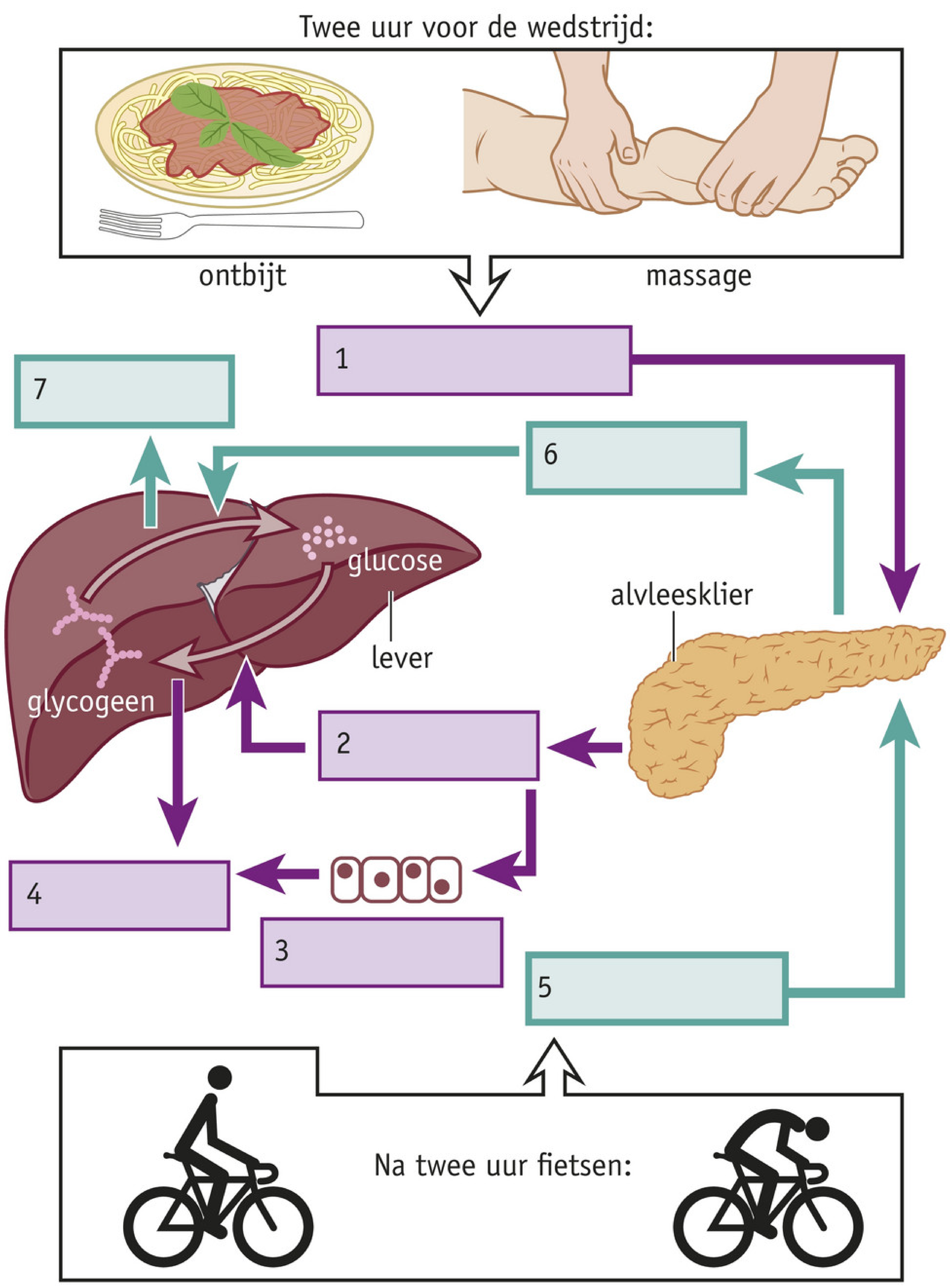
▼ **Afb. 18** De ligging van de bijnieren.



opdrachten

17 Het menu van een wielrenner die deelneemt aan de Tour de France is zorgvuldig samengesteld. Het bestaat voor ongeveer 70% uit voedingsmiddelen die veel koolhydraten bevatten zoals aardappelen, rijst, pasta, cornflakes, volkorenbrood, fruit en groenten.
Een wielrenner begint zijn dag twee of drie uur voor de start van een wedstrijd met een uitgebreid koolhydraatrijk ontbijt, zoals een bord spaghetti. Dat is voor zo'n zware sportinspanning het meest ideaal. De wielrenner zal dan niet snel honger krijgen en zijn lichaam heeft voldoende tijd om het eten te verteren.

- **a** Bevat je bloed na het eten van een bord spaghetti veel insuline of veel glucagon? Leg je antwoord uit.
- **b** Hoe zorgt insuline ervoor dat de glucoseconcentratie in het bloed na het eten van een bord spaghetti weer daalt tot de normwaarde?
- **c** Na twee uur fietsen daalt de bloedsuikerspiegel van de wielrenner. Bevat zijn bloed dan veel insuline of veel glucagon? Leg je antwoord uit.
- **d** Afbeelding 19 is een regelkring van de glucoseconcentratie in het bloed bij een wielrenner.
 Noteer de cijfers 1 tot en met 7 onder elkaar en noteer achter elk nummer het juiste onderdeel van de regelkring. Kies uit: *bloedsuikerspiegel daalt – bloedsuikerspiegel stijgt – glucagon – hoge glucoseconcentratie – insuline – lage glucoseconcentratie – stimuleert de cellen om meer glucose op te nemen*.



Afb. 19 De regelkring van de glucoseconcentratie in het bloed bij een wielrenner.

18 Adrenaline noem je in het Engels het 'fight-or-flight'-hormoon.

a Leg dat uit.

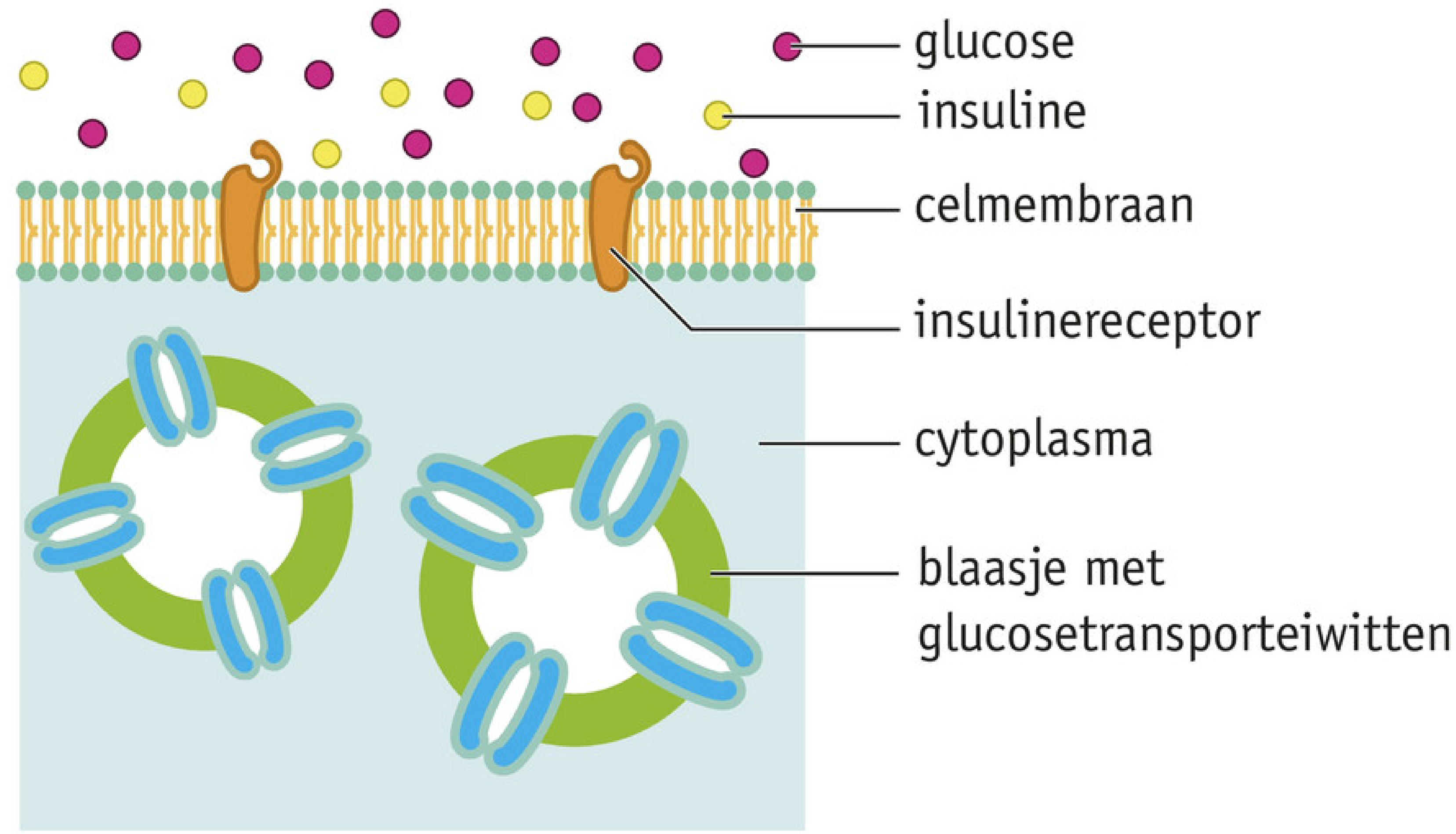
b Hormonen reguleren geleidelijke veranderingen en de effecten houden vaak lang aan.
Geldt dit ook voor adrenaline? Leg je antwoord uit.

c Wanneer je sport, komt adrenaline ook in verhoogde concentratie in je bloed voor.
Welk effect heeft adrenaline op je hartslagfrequentie, op je ademfrequentie en op je spijsvertering?

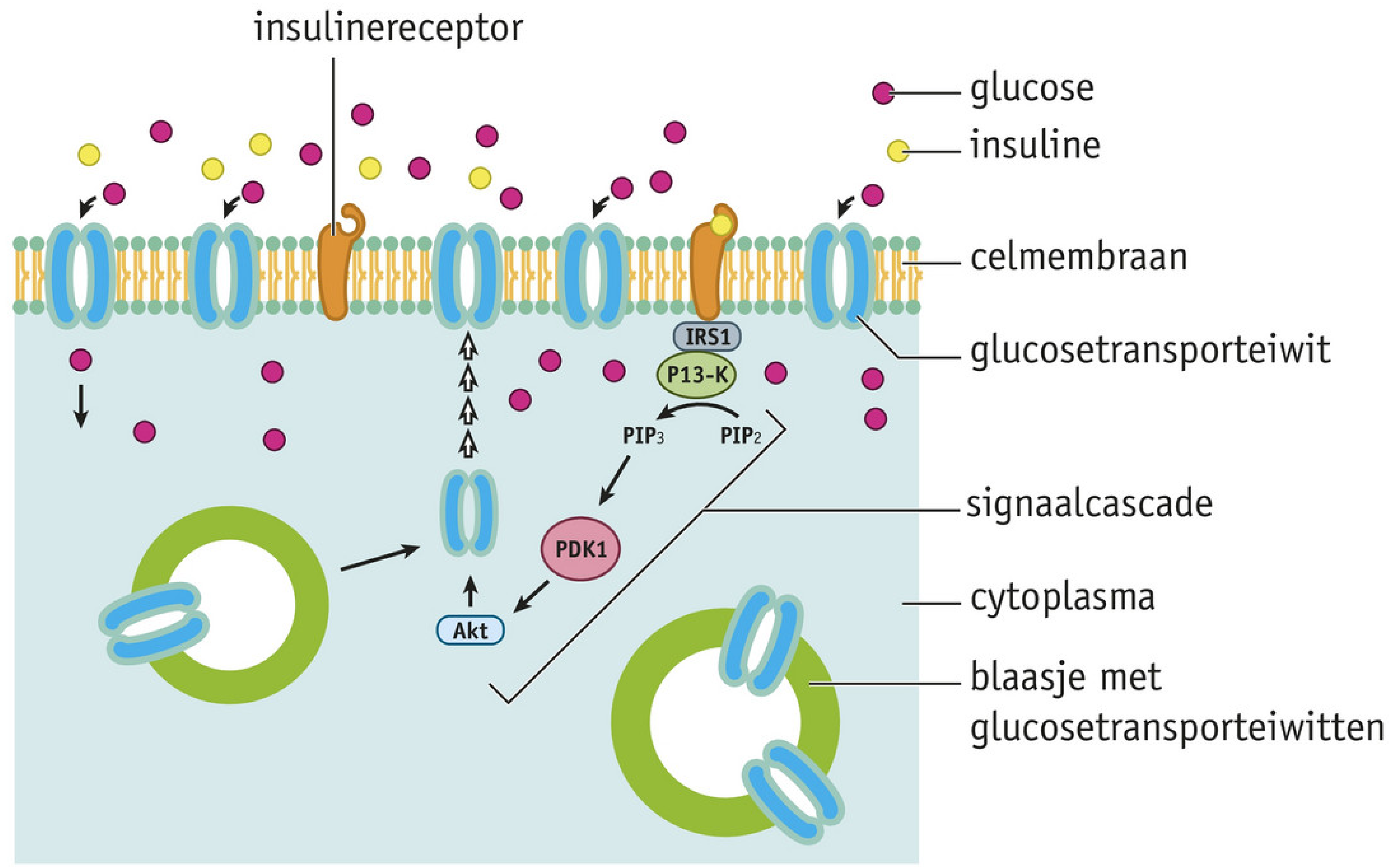
19 Prednison is een medicijn met dezelfde werking als cortisol. Het wordt voorgeschreven bij ziekten als astma, reuma, multiple sclerose, darmontsteking (bijvoorbeeld de ziekte van Crohn) en om afstoting na orgaantransplantaties te voorkomen.
Om welke eigenschap wordt prednison bij deze aandoeningen voorgeschreven?

20 Afbeelding 20 is een schematische tekening van de opname van glucose door een cel. Bij diabetes mellitus (suikerziekte) kunnen de lichaamscellen geen of minder glucose opnemen uit het bloed of uit de weefselvloeistof.
Leg uit hoe het transport van glucose kan worden verstoord.

▶ **Afb. 20** De opname van glucose door een cel.



1 Er is geen insuline gebonden aan een insulinereceptor in het celmembraan.
Glucose kan niet door de cel worden opgenomen.

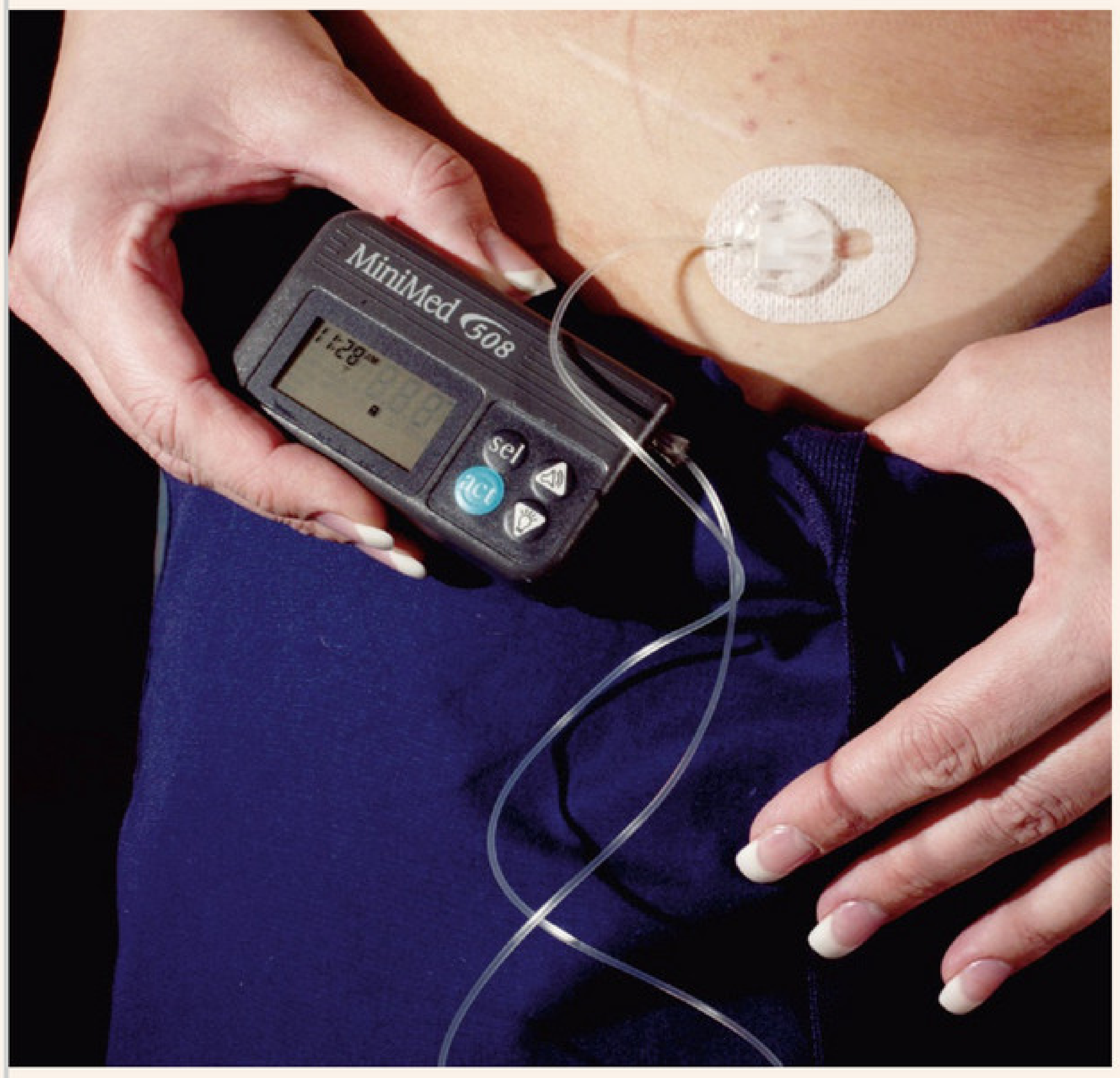


2 Insuline bindt aan een receptor op het celmembraan, waardoor een signaalcascade op gang komt. Hierdoor worden glucosetransporteiwitten die zich in blaasjes in het cytoplasma bevonden, in het celmembraan opgenomen. Dit maakt het transport van glucose door het celmembraan mogelijk.

CONTEXT Leefwereld

Diabetes mellitus

▼ **Afb. 21** Een insulinepomp.



Lisa heeft altijd dorst en drinkt veel waardoor ze tijdens de lessen vaak naar het toilet moet. Ook is ze regelmatig moe en heeft ze last van blaasontstekingen. Als ze wazig gaat zien, besluit ze naar haar huisarts te gaan. De huisarts meet met een bloedglucosemeter de glucoseconcentratie in haar bloed en constateert dat Lisa diabetes mellitus (suikerziekte) heeft. Haar lichaam kan de normwaarde voor de glucoseconcentratie niet handhaven.
Er is sprake van diabetes mellitus wanneer bij een persoon die niets heeft gegeten of gedronken (nuchter) de glucoseconcentratie een waarde bereikt boven de 7,0 mmol/L. Bij een niet-nuchtere persoon is de bovengrens 11,0 mmol/L. Bij overschrijding van deze waarde wordt glucose met de urine uitgescheiden.
Er bestaan verschillende vormen van diabetes waarvan diabetes type 1 en diabetes type 2 het meest voorkomen. Bij diabetes type 1 produceert de patiënt geen insuline. Hij moet meerdere malen per dag de bloedsuikerspiegel controleren en insuline inspuiten. Een insulinepomp kan deze rol overnemen (zie afbeelding 21). Ongeveer 90% van de diabetespatiënten heeft diabetes type 2. Bij dit type produceert de patiënt te weinig insuline of bevinden zich in de celmembranen minder of onwerkzame insulinereceptoren waardoor de cellen te weinig glucose opnemen uit het bloed. Diabetes type 2 kun je behandelen met medicijnen maar uiteindelijk moeten veel patiënten met diabetes type 2 insuline gaan spuiten.

opdracht

21 Een niet-nuchtere persoon heeft een bloedglucoseconcentratie van 7,2 mmol/L.

- **a** Kan er bij deze persoon sprake zijn van diabetes mellitus? Leg je antwoord uit.
- **b** Waardoor is iemand met diabetes type 2 snel moe?
- **c** Na een insuline-injectie kan een patiënt met diabetes mellitus flauwvallen (hypoglycemische shock of hypo).
 Hoe is dit mogelijk?
- **d** Wat kunnen gevolgen van diabetes zijn op lange termijn? Gebruik bij het beantwoorden van deze vraag informatie op internet.

Leerdoelen
– Je kunt de bouw en signaalverwerking van de verschillende typen neuronen beschrijven.
– Je kunt de bouw, functies en werking van het zenuwstelsel beschrijven.

3 Het zenuwstelsel

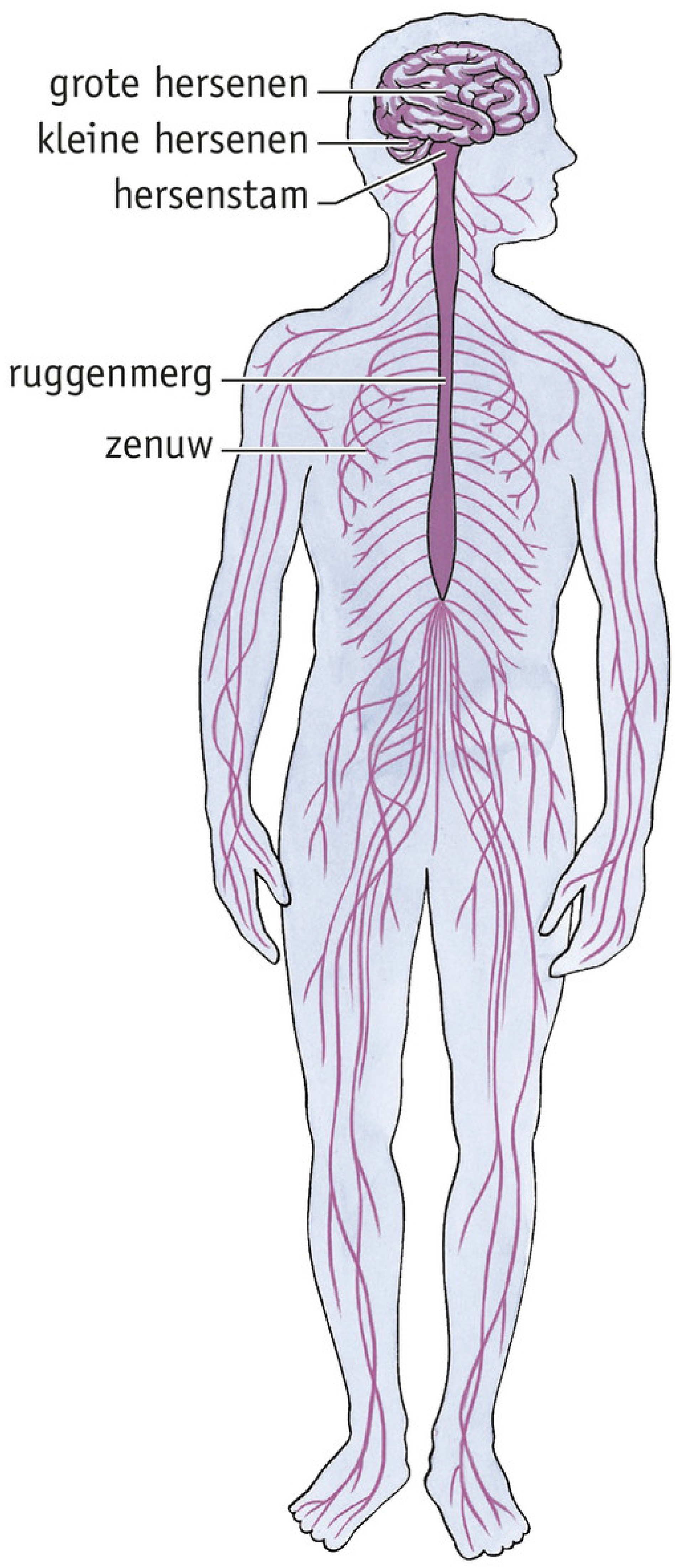
Twee specialismen bestuderen het brein: de neurologie en de psychiatrie. Deze tweedeling is ontstaan doordat wetenschappers niet konden geloven dat het brein verantwoordelijk is voor beweging, waarneming en pijnbeleving én voor emoties, persoonlijkheid, humor en sociale vaardigheden.

DE WERKING VAN HET ZENUWSTELSEL

Het **zenuwstelsel** bestaat uit het centrale zenuwstelsel en het perifere zenuwstelsel. De grote hersenen, de kleine hersenen, de hersenstam en het ruggenmerg vormen samen het **centrale zenuwstelsel**. Het **perifere zenuwstelsel** bestaat uit zenuwen die alle delen van het lichaam verbinden met het centrale zenuwstelsel (zie afbeelding 22).

Deze indeling is gebaseerd op de bouw van het zenuwstelsel. Je kunt het zenuwstelsel ook indelen op grond van de functie. Daarbij kun je onderscheid maken tussen het **animale zenuwstelsel** en het **autonome** of **vegetatieve zenuwstelsel**. Het animale zenuwstelsel regelt vooral de bewuste reacties en de houding en beweging van het lichaam. Het autonome of vegetatieve zenuwstelsel regelt met name de werking van inwendige organen. Het regelt bijvoorbeeld de hartslagfrequentie, de ademhalingsfrequentie, de werking van de spijsverteringsorganen en de nieren, en de verwijding of vernauwing van de bloedvaten. Het autonome zenuwstelsel regelt onbewuste reacties of processen.

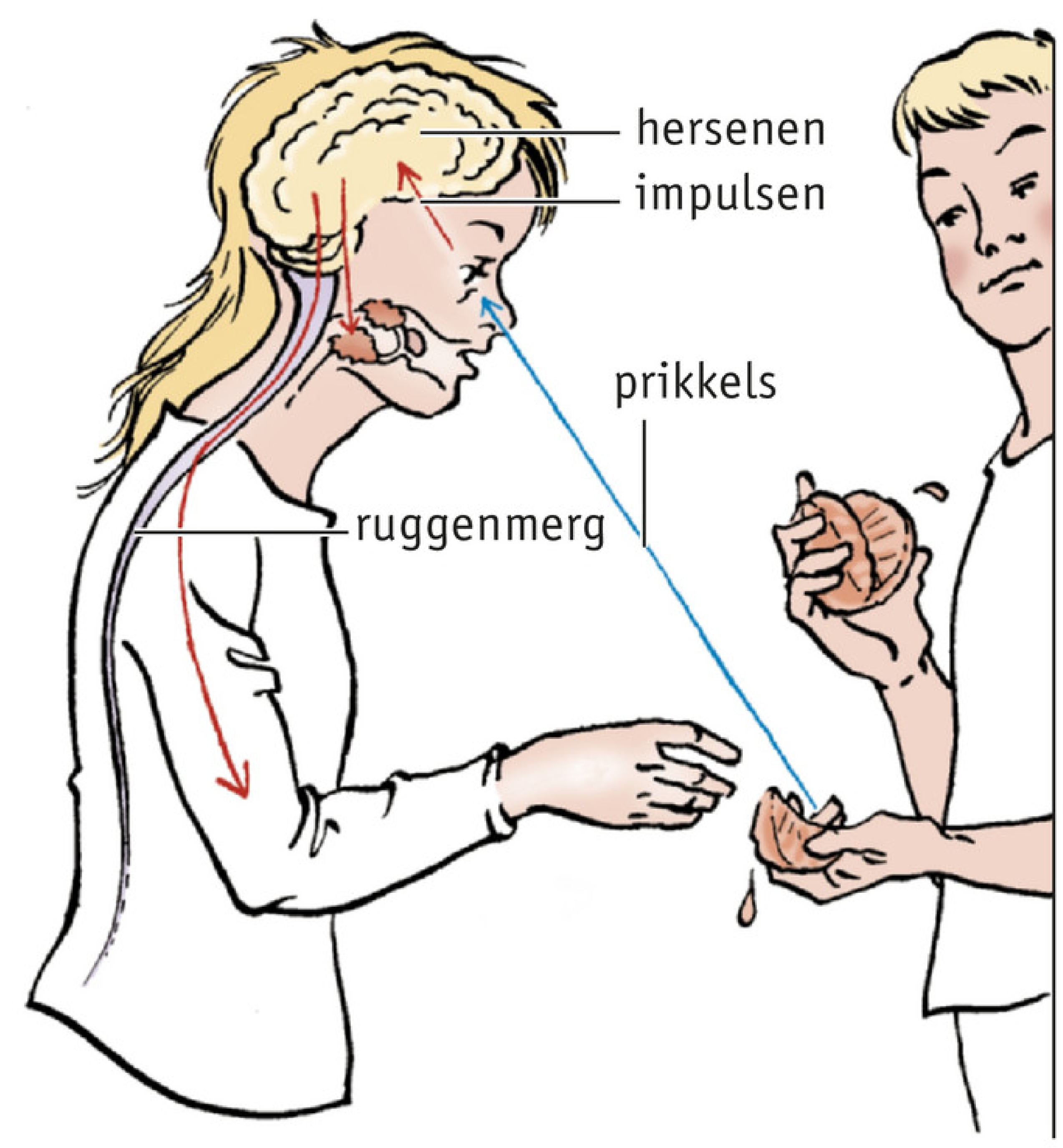
▼ **Afb. 22** Het zenuwstelsel (schematisch).



PRIKKELS EN IMPULSEN

Het zenuwstelsel speelt een belangrijke rol bij het tot stand komen van gedrag. Wanneer een klasgenoot bijvoorbeeld een sinaasappel pelt, zie en ruik je de sinaasappel. Je krijgt zin in een stukje sinaasappel en begint te watertanden. Je klasgenoot geeft je een stukje, je pakt het aan en stopt het in je mond. In afbeelding 23 is schematisch weergegeven welke processen daarbij in je lichaam plaatsvinden.

▼ **Afb. 23** De werking van het zenuwstelsel (schematisch).



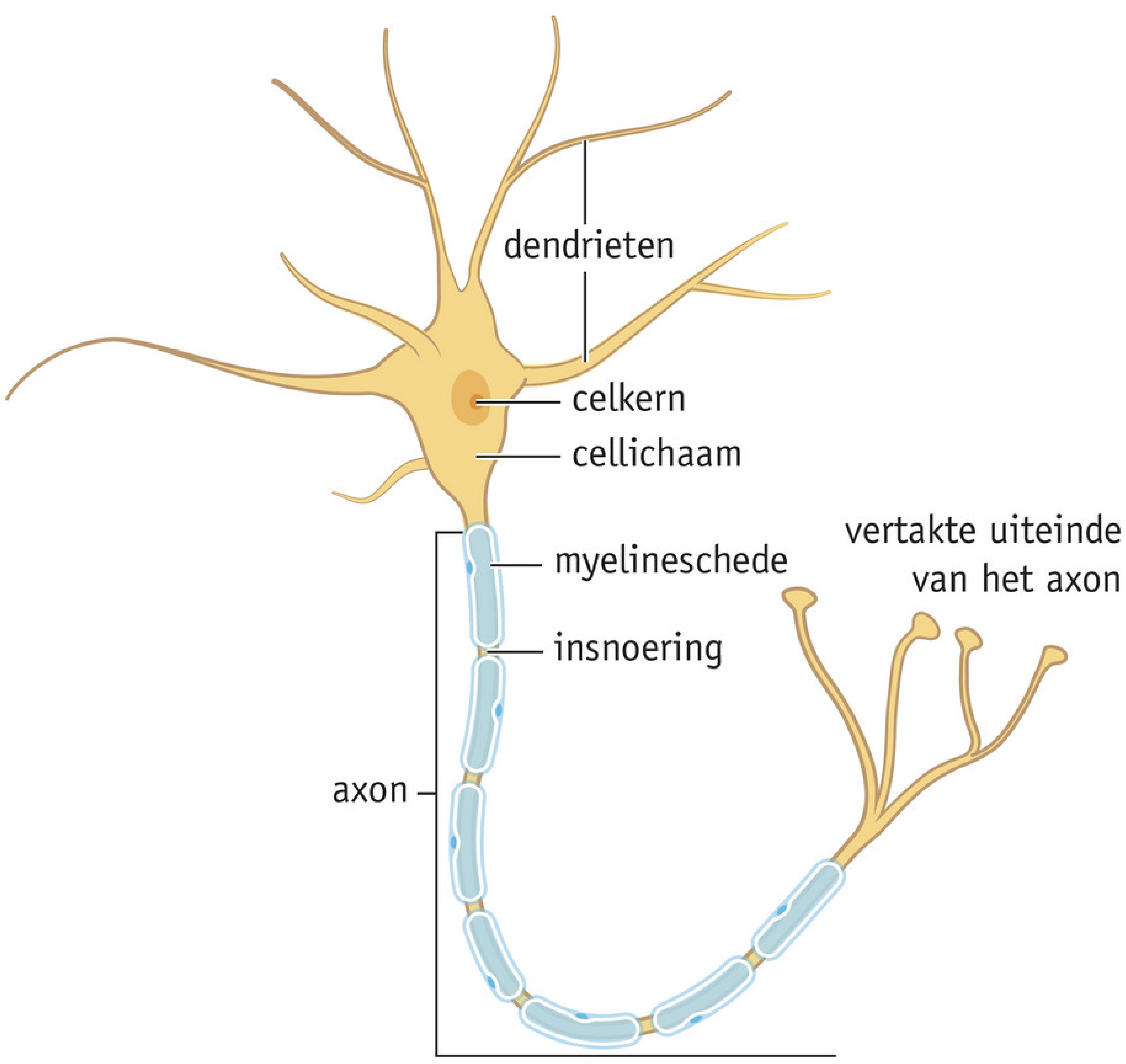
Zintuigcellen in je ogen vangen lichtstralen op, afkomstig van de sinaasappel. Zintuigcellen in je neus nemen de geur van de sinaasappel waar. Lichtstralen en geuren zijn voorbeelden van **prikkels**. Een prikkel is een invloed uit het milieu op een organisme. Onder invloed van prikkels ontstaan in zintuigcellen **impulsen**. Impulsen zijn een soort elektrische signalen. De impulsen die in de zintuigcellen in je ogen en in je neus ontstaan, worden door zenuwen naar je hersenen geleid. Daar worden de impulsen verwerkt. De hersenen reageren door impulsen af te geven. Deze worden door zenuwen naar je speekselklieren en naar bepaalde spieren in je arm geleid. Je speekselklieren reageren op de impulsen door speeksel af te scheiden, waardoor je gaat watertanden. Spieren in je arm reageren op de impulsen door samen te trekken, waardoor je het stukje sinaasappel kunt aanpakken en in je mond kunt stoppen.

Zintuigcellen noem je **receptoren** (ontvangers). Ze vangen prikkels op uit het milieu en zetten deze om in impulsen. Neuronen geleiden impulsen en noem je daarom **conductoren** (geleiders). Spieren reageren op impulsen door samen te trekken of te ontspannen. Klieren reageren op impulsen door stoffen af te scheiden. Spiercellen en kliercellen zijn **effectoren** (uitvoerders).

NEURONEN

Zenuwweefsel bevat naast **neuronen** (**zenuwcellen**) ook ondersteunende cellen: de **gliacellen**. Verschillende typen gliacellen zorgen voor bijvoorbeeld de stevigheid van het zenuwweefsel, maken myeline aan, beschermen en voeden neuronen en handhaven de homeostase van de weefselvloeistof die de neuronen omgeeft. In zenuwweefsel komen veel meer gliacellen voor dan neuronen. De verhouding is ongeveer 9 : 1. Gliacellen kunnen zich delen terwijl de meeste neuronen dat niet kunnen.
Neuronen geleiden impulsen en geven signaalmoleculen af die je **neuro-transmitters** noemt. Een neuron is opgebouwd uit een cellichaam met uitlopers (zie afbeelding 24). In het cellichaam bevinden zich de kern en het grootste deel van het cytoplasma met mitochondriën, ribosomen en endoplasmatisch reticulum. De cellichamen van vrijwel alle neuronen liggen in of vlak bij het centrale zenuwstelsel.

▶ **Afb. 24** Een neuron (schematisch).

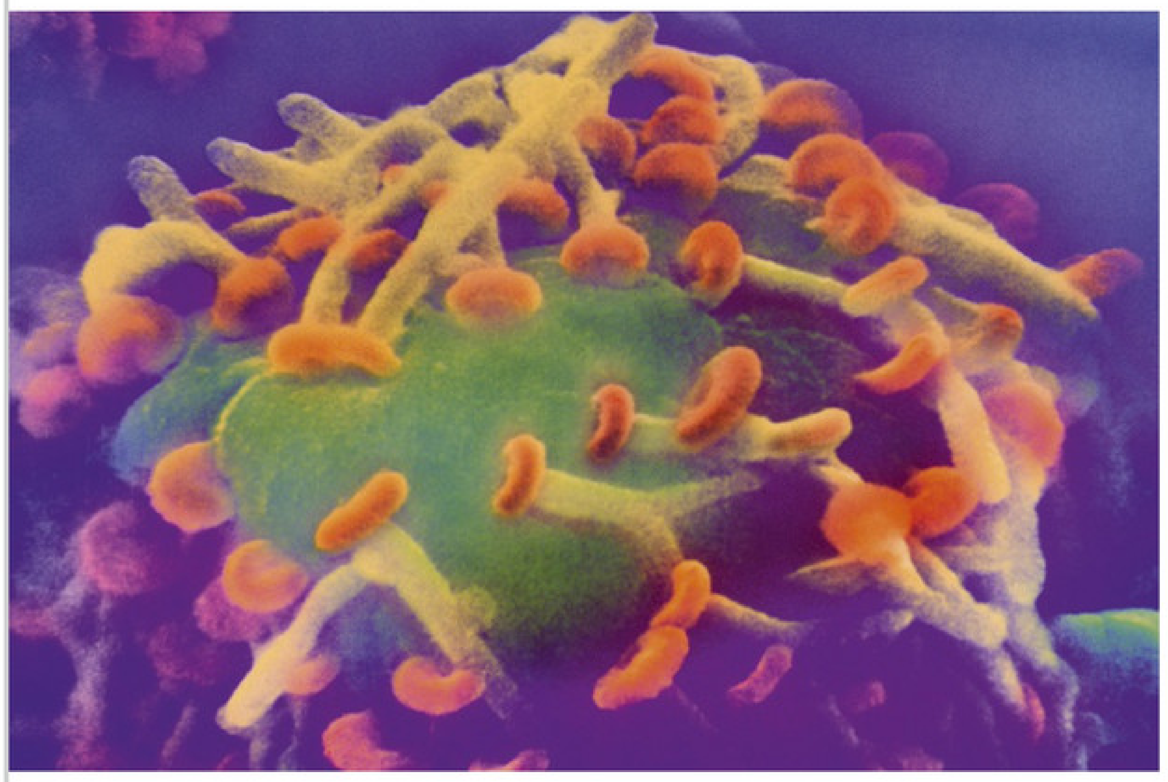


Neuronen kunnen impulsen ontvangen en doorgeven. Een uitloper die impulsen ontvangt en naar het cellichaam toe geleidt, heet een **dendriet**. Een uitloper die impulsen van het cellichaam af geleidt, heet een **axon** (**neuriet**). De uiteinden van dendrieten en axonen zijn meestal sterk vertakt. Hierdoor kan een neuron contact hebben met veel andere cellen. Veel uitlopers zijn omgeven door een **myelineschede**. Een myelineschede bestaat uit gliacellen, die de **cellen van Schwann** worden genoemd. Tussen twee opeenvolgende cellen van Schwann zit een kleine onderbreking: een insnoering. Een uitloper zonder myelineschede noem je ongemyeliniseerd.

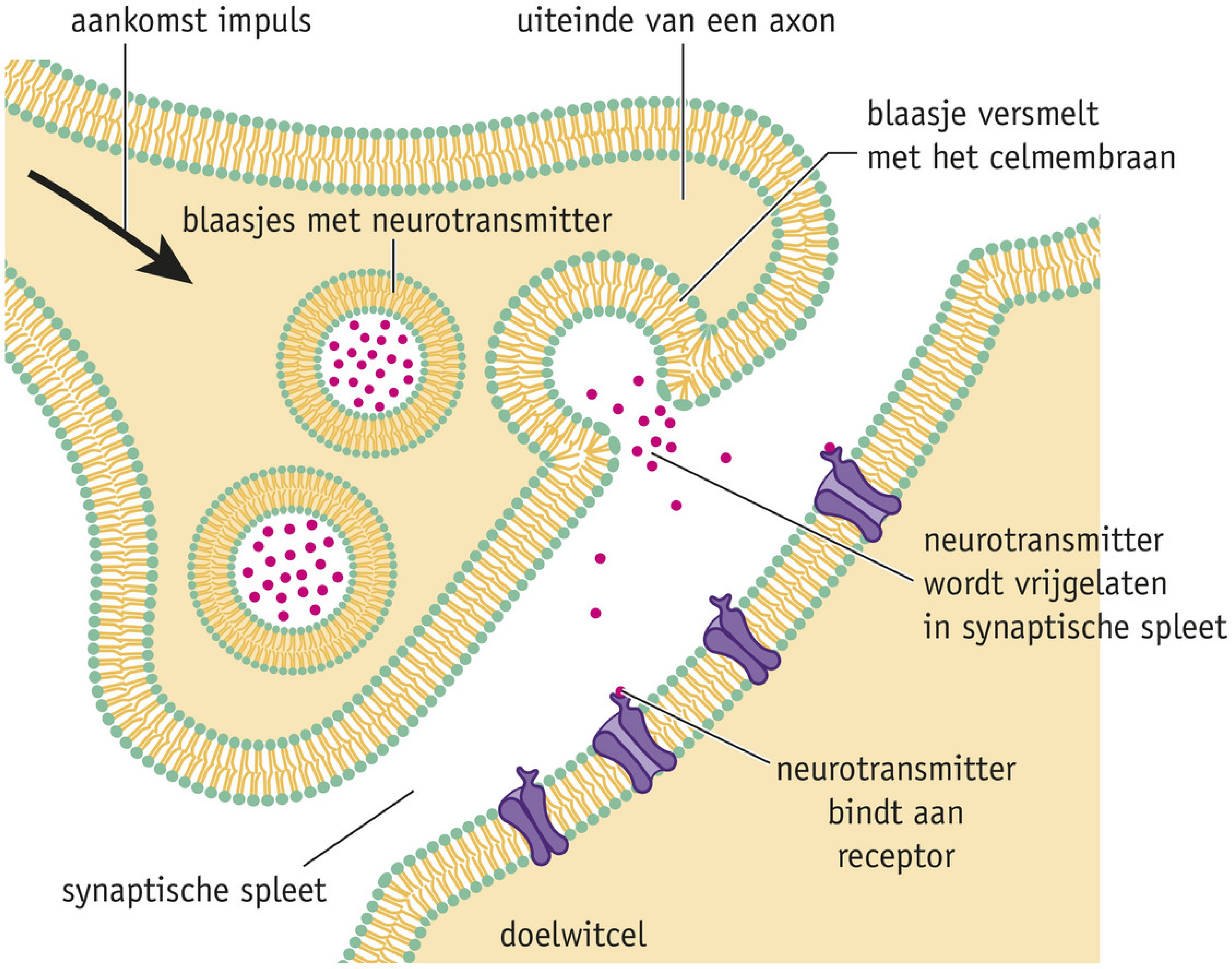
In meercellige organismen kunnen cellen op verschillende manieren met elkaar zijn verbonden. Zo'n verbinding noem je een **cell junction**. Het type cell junction hangt af van het doel van de verbinding. Dat kan bijvoorbeeld hechting of communicatie zijn. Cell junctions maken communicatie mogelijk tussen neuronen onderling of tussen neuronen en andere cellen. De vertakkingen van een axon eindigen in **synapsen** (zie afbeelding 25). Dat zijn plaatsen waar een impuls van de ene cel naar de andere cel wordt doorgegeven. Een synaps is een spleet tussen het uiteinde van een axon van een neuron en een doelwitcel. Dat kan een ander neuron, een spiercel, een endocriene cel of een exocriene cel zijn. Wanneer een impuls aankomt in het uiteinde van een axon, versmelten blaasjes met neurotransmitters in het uiteinde van dit axon met het celmembraan. Hierdoor komt de inhoud vrij in de synaptische spleet vrij (zie afbeelding 26). De neurotransmitters binden vervolgens aan receptoren in het membraan van de doelwitcel waardoor de impuls kan worden doorgegeven.

Communicatie via neuronen is snel en doelgericht, doordat de uitlopers de impulsen snel geleiden en er neurotransmitters vrijkomen bij de doelwitcel. Zo kan bijvoorbeeld het samentrekken van vele spiercellen tegelijkertijd worden gecoördineerd om een gerichte, snelle beweging mogelijk te maken.

▼ **Afb. 25** Een foto van een cel met uiteinden van axonen (SEM, vergroting 6000×).



▶ **Afb. 26** Impulsoverdracht in een synaps (schematisch).



TYPEN NEURONEN

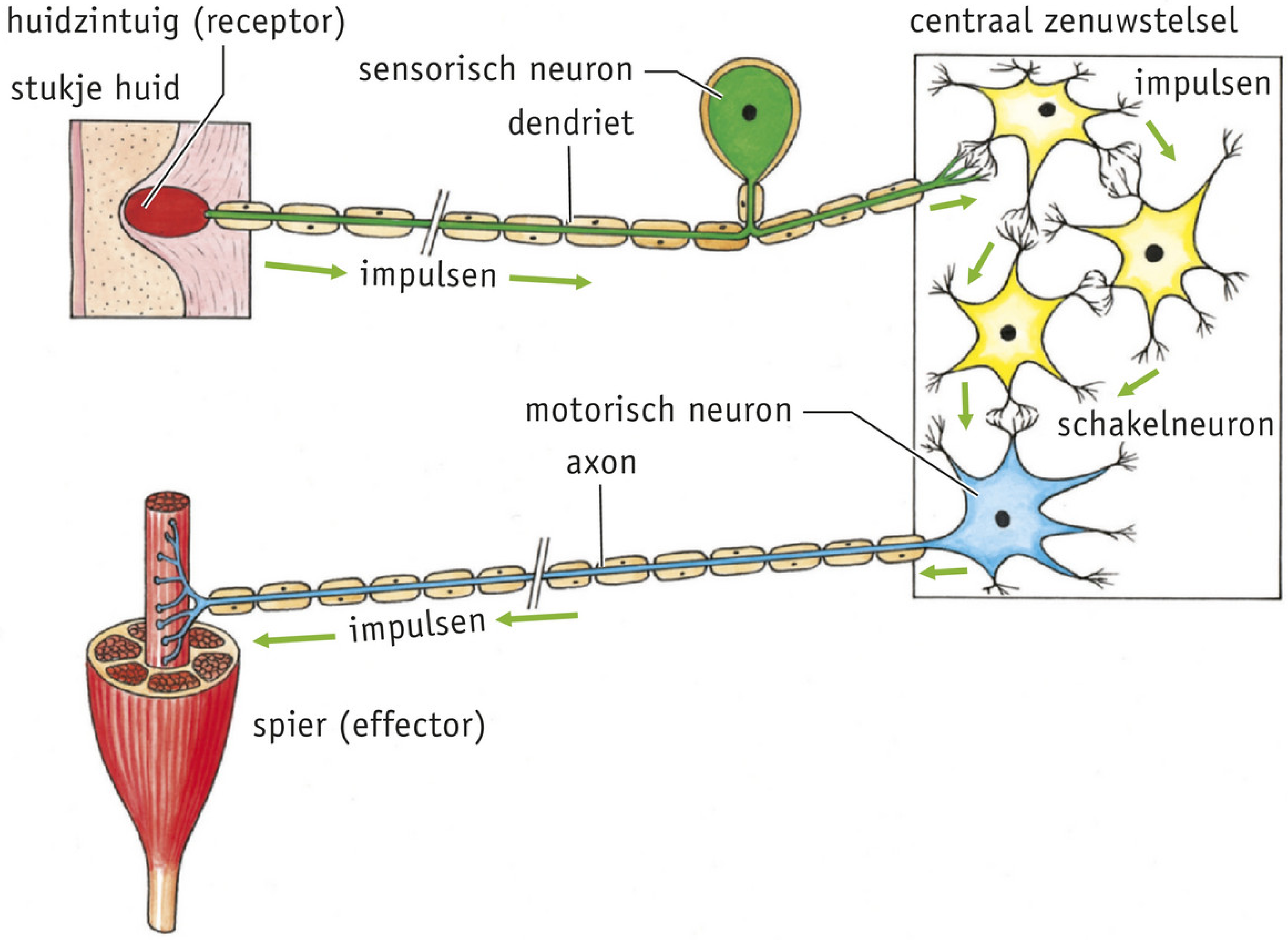
Er zijn drie typen neuronen: sensorische neuronen, schakelneuronen en motorische neuronen (zie afbeelding 27).

Sensorische neuronen (gevoelszenuwcellen) geleiden impulsen van receptoren naar het centrale zenuwstelsel. De cellichamen van de meeste sensorische neuronen liggen vlak bij het centrale zenuwstelsel. Een sensorisch neuron heeft één lange dendriet en één kort axon. Soms is de dendriet wel een meter lang.

Schakelneuronen (schakelcellen) geleiden impulsen binnen het centrale zenuwstelsel. Schakelneuronen kunnen impulsen ontvangen van sensorische neuronen en deze doorgeven aan motorische neuronen. Ze kunnen ook impulsen ontvangen en doorgeven aan andere schakelneuronen. Schakelneuronen liggen geheel binnen het centrale zenuwstelsel.

Motorische neuronen (bewegingszenuwcellen) geleiden impulsen van het centrale zenuwstelsel naar spieren en klieren. De cellichamen van de meeste motorische neuronen liggen in het centrale zenuwstelsel. Een motorisch neuron heeft meerdere korte dendrieten en één lang axon naar de effector.

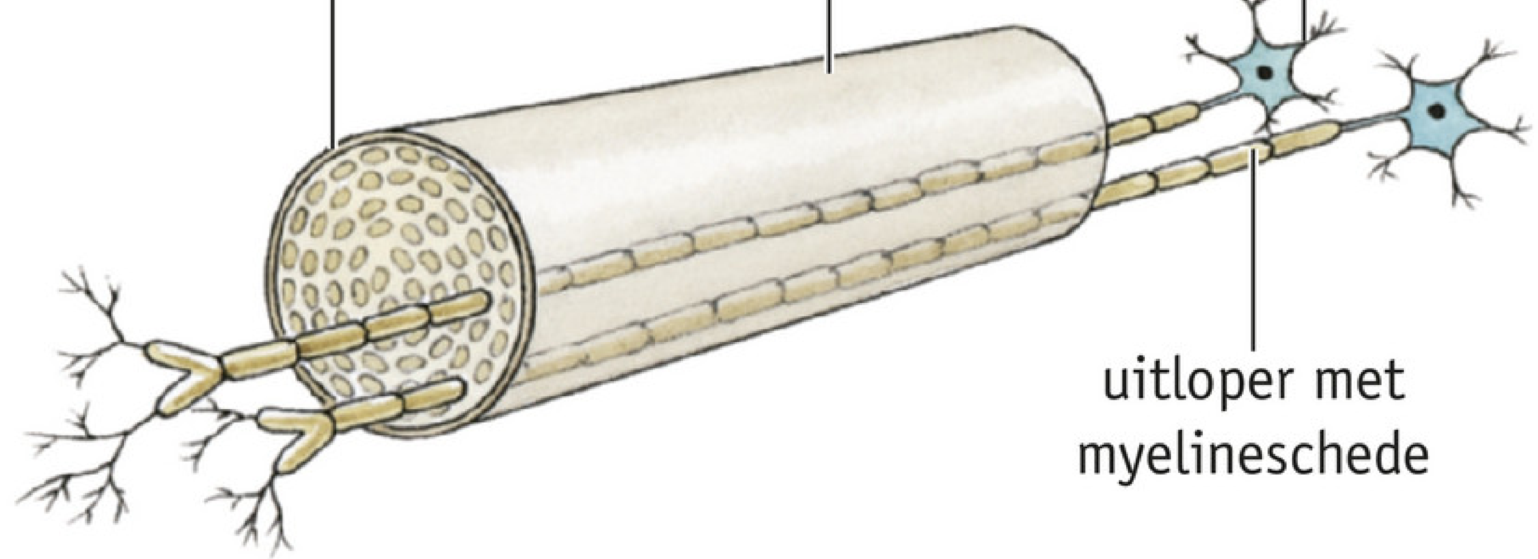
▶ **Afb. 27** Typen neuronen (schematisch).



ZENUWEN

De uitlopers van sensorische en motorische neuronen liggen bij elkaar in **zenuwen** (zie afbeelding 28). De myelineschede isoleert uitlopers in een zenuw van elkaar. Om een zenuw heen ligt een laag bindweefsel. Deze laag zorgt voor bescherming. Er zijn drie typen zenuwen: gevoelszenuwen, bewegingszenuwen en gemengde zenuwen.

▶ **Afb. 28** Een zenuw met enkele neuronen (schematisch).



Een gevoelszenuw bevat alleen uitlopers van sensorische neuronen. Voorbeelden van gevoelszenuwen zijn de oogzenuwen.
Een bewegingszenuw bevat alleen uitlopers van motorische neuronen.
Een gemengde zenuw bevat zowel uitlopers van sensorische als van motorische neuronen. De meeste zenuwen zijn gemengde zenuwen. Voorbeelden van gemengde zenuwen zijn de zenuwen die armen of benen verbinden met het ruggenmerg.

opdrachten

22 Een neuron bestaat uit verschillende delen.
- **a** Welke uitlopers geleiden impulsen naar het cellichaam toe? En welke uitlopers geleiden impulsen van het cellichaam af?
- **b** Door aantasting van de myelineschede kunnen impulsen ‘weglekken’. Wat is de functie van de myelineschede om een uitloper van een neuron?
- **c** Komen er in een zenuw die het ruggenmerg met een onderarm verbindt, uitlopers van sensorische neuronen voor? Komen er ook uitlopers van motorische neuronen voor?
- **d** In welke richting geleidt een gevoelszenuw impulsen?
- **e** Waardoor kunnen impulsen in synapsen maar in één richting worden doorgegeven?



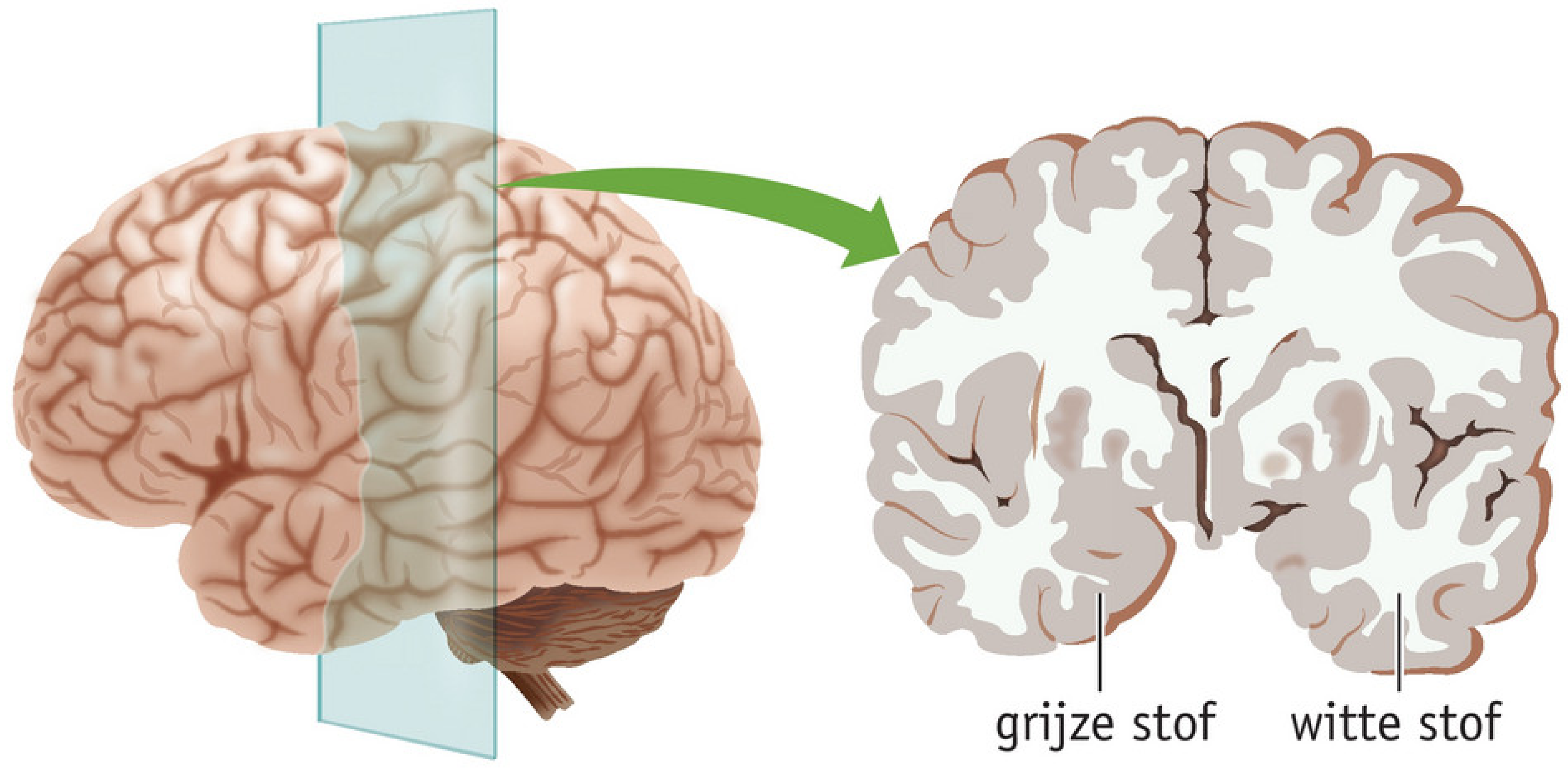
▼ **Afb. 29** Campagneposter Stichting ALS Nederland.

23 ALS (amyotrofische laterale sclerose) is een ziekte waarbij neuronen in het ruggenmerg en de hersenstam afsterven. ALS ken je misschien van de ‘Ice Bucket Challenge’ of van de posters (zie afbeelding 29). Door de ziekte functioneren spieren onvoldoende. Steeds meer spieren worden aangetast, behalve de spieren van het hart, de blaas en de darmen. Het uitvallen van de ademhalingsspieren is meestal de oorzaak van het overlijden van een patiënt. De oorzaak van ALS is niet bekend.
Welke neuronen sterven af bij ALS? Leg je antwoord uit.

24 Hormonen en neurotransmitters zijn signaalmoleculen.
Welke van deze signaalmoleculen zijn het meest geschikt om snelle bewegingen te coördineren? Leg je antwoord uit.

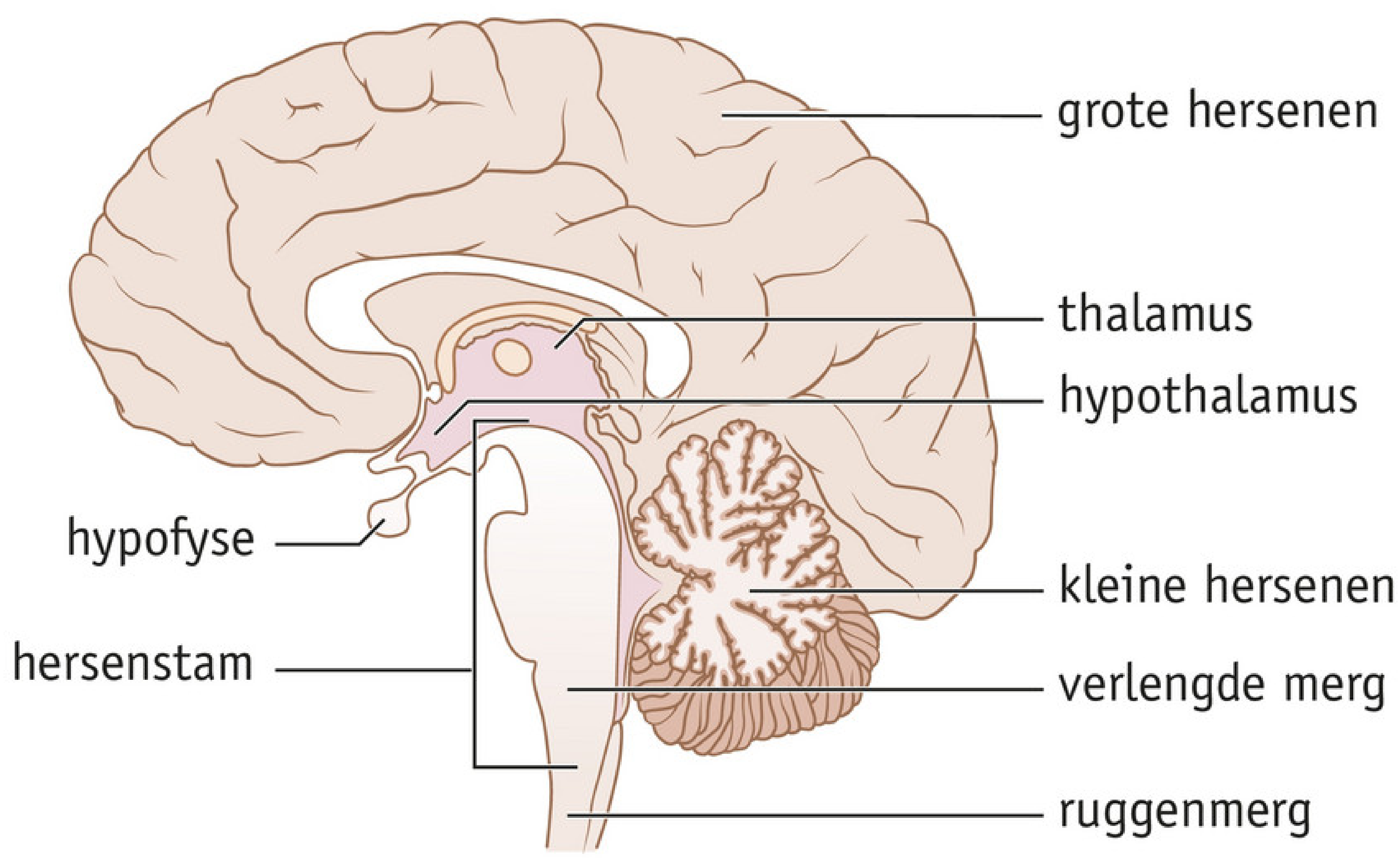
HERSENEN

De hersenen bestaan uit de **grote hersenen**, de **kleine hersenen** en de hersenstam. Ze zijn omgeven door drie hersenvliezen die bescherming bieden.
Het hersenvocht dat in de holten in de hersenen wordt aangemaakt, beschermt de hersenen en het ruggenmerg tegen schokken, voert afvalstoffen af en speelt een rol bij het handhaven van de juiste temperatuur voor deze organen.
De grote en de kleine hersenen bestaan elk uit een linkerhelft en een rechterhelft. Ze zijn in het midden verbonden door de hersenbalk. In de **hersenschors** (het buitenste gedeelte) van de grote en de kleine hersenen ligt de **grijze stof**. Hierin liggen de cellichamen van schakelneuronen. Doordat de hersenschors sterk gevouwen is, zitten er veel plooien en groeven in. In het **merg** (het binnenste gedeelte) ligt de **witte stof** met daarin de axonen van schakelneuronen (zie afbeelding 30). De witte kleur wordt veroorzaakt door de myelinescheden die om de axonen heen liggen.



▶ **Afb. 30** Dwarsdoorsnede van de grote hersenen.

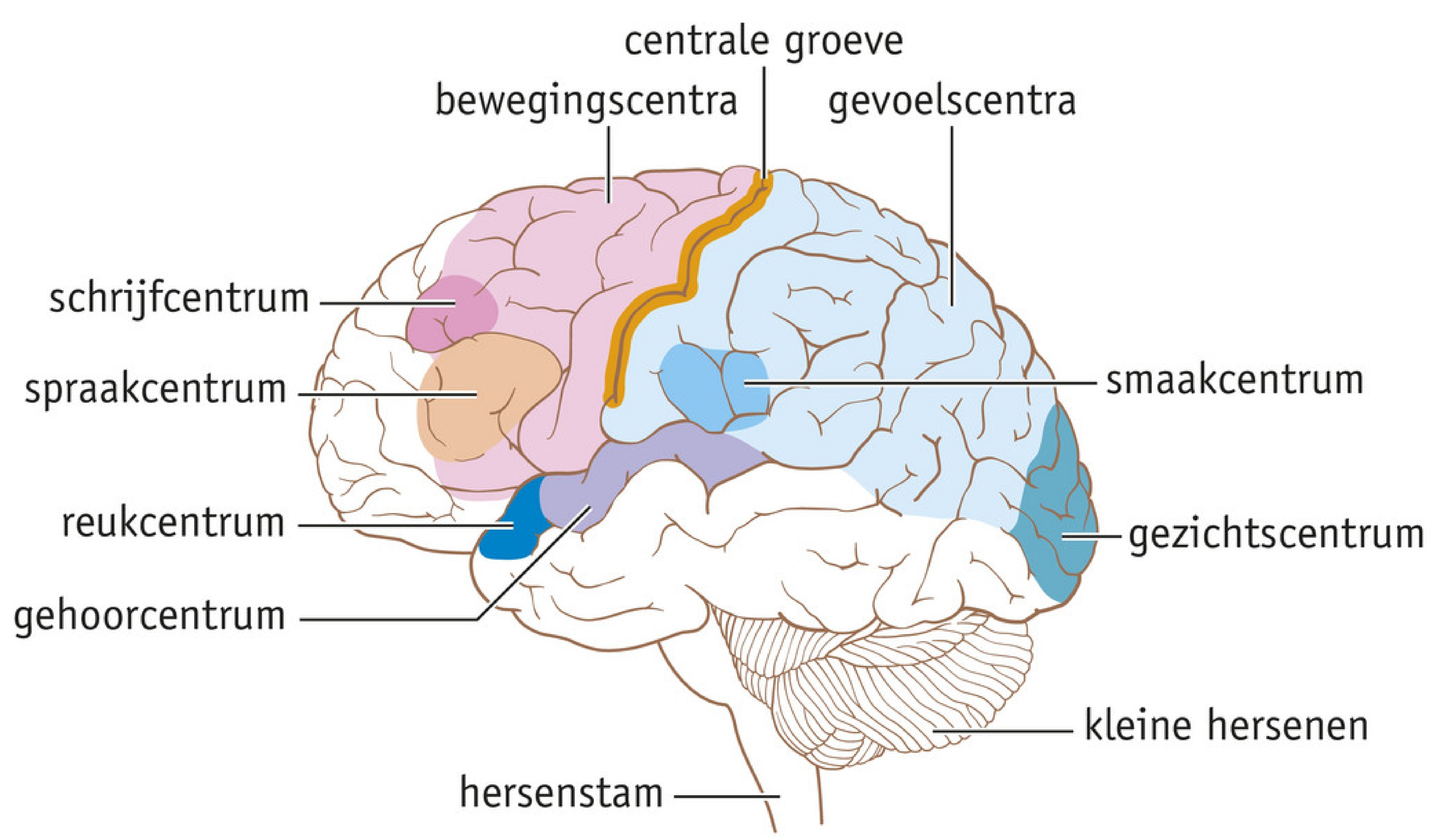
De **hersenstam** is het gedeelte tussen de grote hersenen en het ruggenmerg. De hersenstam geleidt impulsen van de grote en kleine hersenen naar het ruggenmerg en omgekeerd. Hersenzenuwen uit de hersenstam geleiden ook impulsen van receptoren uit hoofd en hals naar de grote en kleine hersenen en in omgekeerde richting naar de effectoren. Het onderste deel van de hersenstam, daar waar de hersenstam overgaat in het ruggenmerg, heet het **verlengde merg** (zie afbeelding 31). In het verlengde merg worden de impulsen van de linkerhelft van het lichaam naar de rechterhersenhelft geleid en de impulsen van de rechterhelft van het lichaam naar de linkerhersenhelft. De impulsbanen kruisen elkaar. In het verlengde merg liggen verschillende centra die belangrijke lichaamsfuncties regelen, zoals het hartritme, de diameter van de bloedvaten en de ademhalingsfrequentie.



▶ **Afb. 31** Lengtedoorsnede van de hersenen.

HERSENCENTRA

De hersenschors in de grote hersenen bestaat uit gebieden met verschillende functies. Van een aantal gebieden is de functie bekend (zie afbeelding 32).



▶ **Afb. 32** Buitenaanzicht van de hersenen met de ligging van de hersencentra.

Je noemt deze gebieden ook wel **hersencentra**. Je kunt gevoelscentra en bewegingscentra onderscheiden. In **gevoelscentra** komen impulsen aan. De plaats in de hersenschors waar deze impulsen aankomen en worden verwerkt, bepaalt de aard van de waarnemingen die je doet. In **bewegingscentra** ontstaan impulsen voor bewegingen die je bewust wilt maken. De plaats waar de impulsen ontstaan, bepaalt welke skeletspieren er gaan bewegen. De linkerhersenhelft heeft een gevoelscentrum en een bewegingscentrum voor alle lichaamsdelen aan de rechterkant van het lichaam, en andersom.

Alle delen van het lichaam zijn verbonden met gevoelscentra. De meeste gevoelscentra liggen bij elkaar in de hersenschors. De gevoelscentra voor ruiken, horen en zien liggen apart in de hersenschors. Wanneer impulsen aankomen in een primair gevoelscentrum, word je je bewust van prikkels. In de secundaire gevoelscentra (of associatiecentra) wordt het verband gelegd tussen de waarneming en eerdere waarnemingen. Door informatie in je geheugen te associëren met de binnengekomen prikkels, ben je in staat om de prikkels te interpreteren en te begrijpen. Wanneer bijvoorbeeld bij iemand een beschadiging optreedt in de secundaire gehoorcentra, kan die persoon wel normaal horen maar niet begrijpen wát hij hoort.
De meeste bewegingscentra liggen ook bij elkaar in de hersenschors. Een bewegingscentrum voor een bepaald lichaamsdeel ligt vlak bij het gevoelscentrum voor dat lichaamsdeel. De bewegingscentra voor schrijven en spreken liggen apart in de hersenschors. In de primaire bewegingscentra ontstaan impulsen voor bewegingen die je bewust wilt maken. Ze worden via de hersenstam en motorische neuronen naar spieren in hoofd en hals geleid, of via het ruggenmerg en motorische neuronen naar spieren in romp en ledematen. In de secundaire bewegingscentra worden de impulsen die vanuit de ernaast gelegen primaire bewegingscentra komen, op elkaar afgestemd. De secundaire bewegingscentra ontvangen hiervoor ook informatie over de houding van (delen van) het lichaam zodat de primaire bewegingscentra de juiste spieren kunnen aansturen.

Hoewel de hersenhelften qua bouw gelijk zijn, hebben ze geen identieke functie. Zo kunnen de meeste mensen beter gezichten herkennen met de rechterhersenhelft en blijkt het spreken meer vanuit de linkerhersenhelft te komen. Vaak voer je meerdere bewegingen tegelijkertijd uit. De kleine hersenen coördineren alle bewegingen van je lichaam. Als je bijvoorbeeld iets wilt pakken en je arm uitsteekt, neem je ondertussen met je zintuigen (vooral je ogen) allerlei veranderingen waar. In je kleine hersenen worden deze waarnemingen gecombineerd met je beweging. Hierdoor kun je met je arm het voorwerp inderdaad vastpakken. Ook zorgen de kleine hersenen voor het handhaven van je evenwicht.

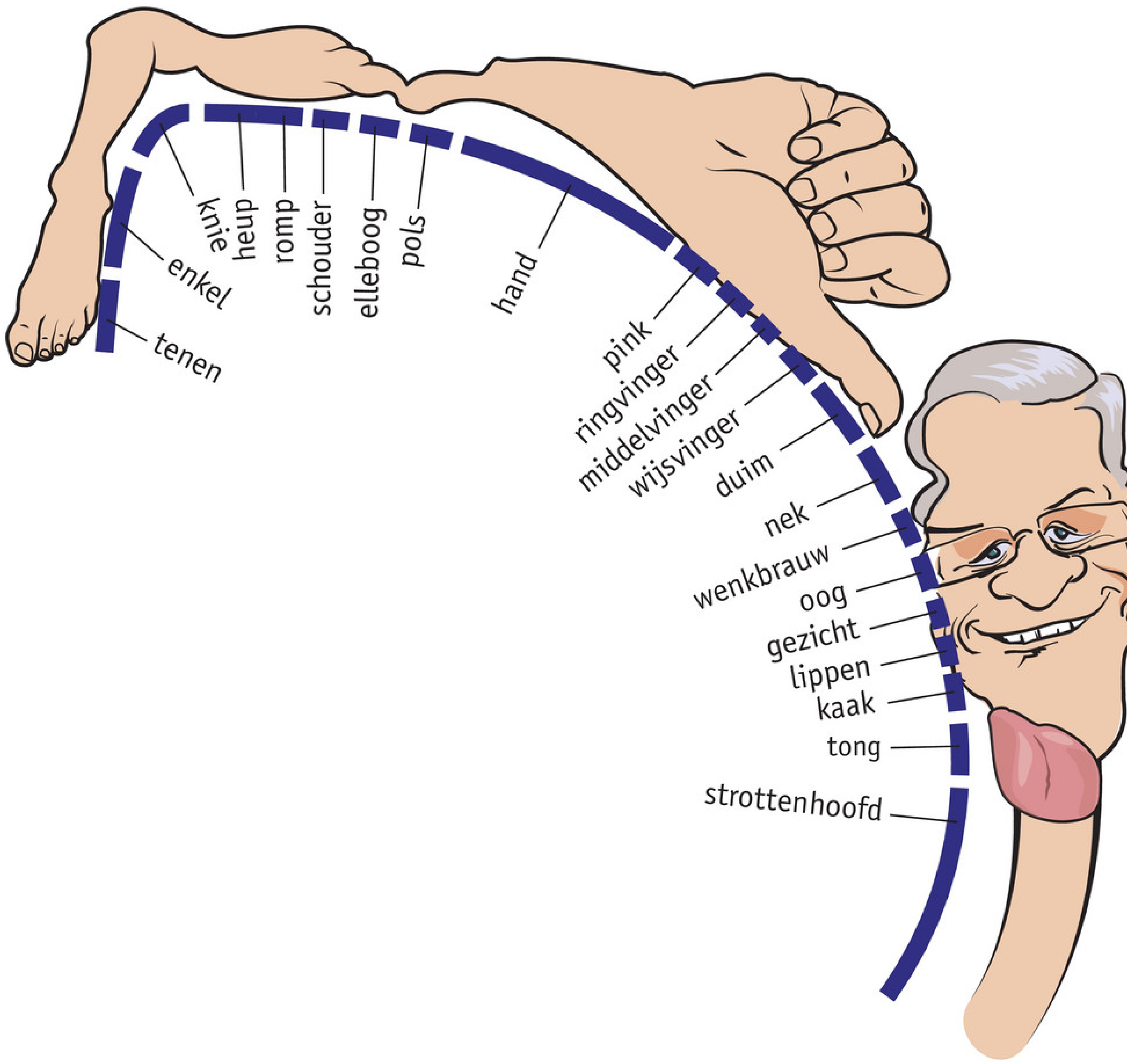
opdrachten

25 De hersenschors heeft veel plooien en groeven.

a Wat is hiervan het voordeel?

b In afbeelding 33 wordt de verbinding tussen de sensorische centra in de hersenschors en de lichaamsdelen weergegeven door een homunculus, een op de hersenschors geprojecteerd figuurtje van de mens.
Leg uit waarom gezicht en handen in dit figuurtje zo’n groot oppervlak op de hersenschors innemen.

▶ **Afb. 33** Een homunculus.



26 a Als iemand in het linkerdeel van de grote hersenen een hersenbloeding krijgt, kan een verlamming ontstaan aan de rechterzijde van het lichaam. Leg dat uit.

b Bij het verwijderen van een hersentumor gaat een chirurg voorzichtig te werk. Hoe meer tumorweefsel een chirurg weghaalt, hoe beter. Doordat de hersenen geen pijn kunnen waarnemen, is het mogelijk om in de hersenen van een patiënt te snijden terwijl deze bij kennis is.
Leg uit wat hiervan het voordeel is.

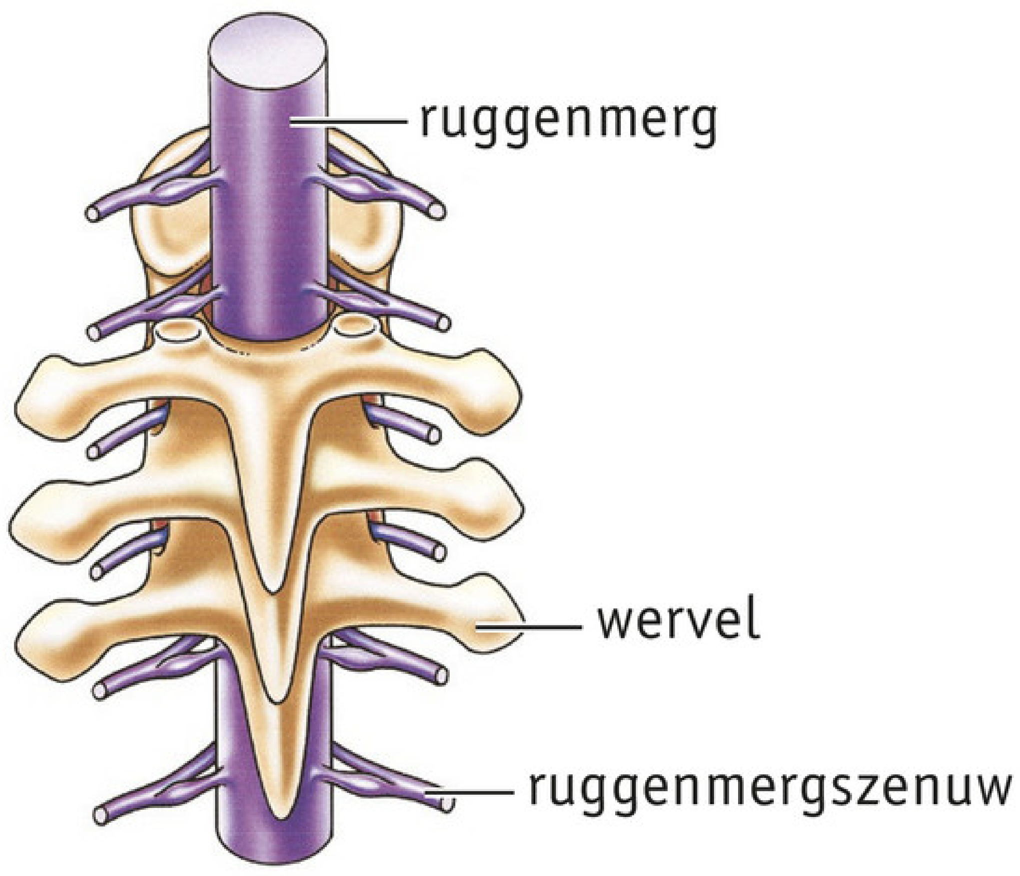
c Als je bij een proefpersoon een bepaald gebied in de hersenschors prikkelt met een elektrode, gaat zijn duim bewegen.
In welk gebied in de hersenschors ontstaan de impulsen die de duim laten bewegen?

27 a Mensen bij wie een arm of been is geamputeerd, hebben vaak toch het gevoel dat ze pijn hebben in het lichaamsdeel dat er niet meer is. Dit verschijnsel heet fantoompijn.
Leg uit waardoor dit wordt veroorzaakt.

b Er zijn mensen blind geworden doordat ze bij een val op hun achterhoofd terechtkwamen.
Welk hersencentrum in de hersenen is dan beschadigd? Gebruik bij het beantwoorden je *Binas* en verklaar je antwoord.

▶▶ PRACTICUMOPDRACHT 1

▼ **Afb. 34** Ligging van het ruggenmerg in de wervelkolom.



RUGGENMERG

Het ruggenmerg ligt bij gewervelden goed beschermd in het wervelkanaal, dat wordt gevormd door de gaten in de op elkaar liggende wervels (zie afbeelding 34). Om het ruggenmerg heen liggen drie ruggenmergsvliezen die bescherming bieden. In het midden van het merg bevindt zich een holte: het centrale kanaal. Dit kanaal is gevuld met vocht en staat rechtstreeks in verbinding met het hersenvocht in de hersenholten.

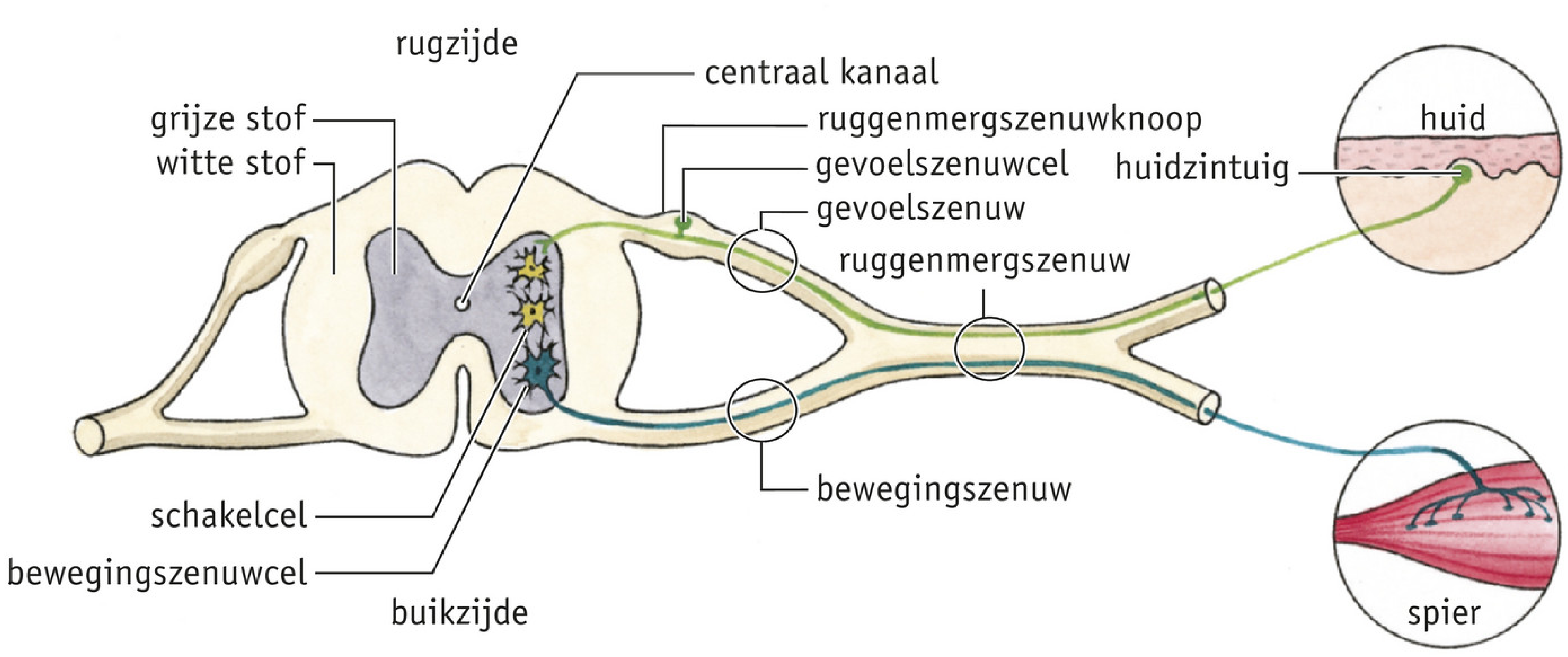
Het ruggenmerg loopt vanaf de bovenste halswervel (de atlas) tot aan de tweede lendenwervel. Van de halswervels tot aan het staartbeen verlaten ruggenmergszenuwen het wervelkanaal. Ze komen door openingen links en rechts tussen de wervels naar buiten (zie afbeelding 35).

▼ **Afb. 35** Ruggenmergszenuwen en hersenzenuwen.



Ruggenmergszenuwen zijn gemengde zenuwen. Elke zenuw verbindt een bepaald gedeelte van de romp of de ledematen met het ruggenmerg. Aan de rugkant komen uitlopers van sensorische neuronen bij elkaar in gevoelszenuwen. De verdikkingen in deze zenuwen worden gevormd door een opeenhoping van cellichamen van sensorische neuronen, de zogenoemde ruggenmergszenuwknopen of **spinale ganglia** (enkelvoud: spinaal ganglion). De cellichamen in de ganglia zijn door axonen verbonden met het ruggenmerg. Uitlopers van motorische neuronen komen aan de buikkant bij elkaar in bewegingszenuwen. Een gevoelszenuw en een bewegingszenuw komen samen in een ruggenmergszenuw (zie afbeelding 36).

▼ **Afb. 36** Overzicht van de ligging van neuronen in het ruggenmerg en in een ruggenmergszenuw (schematisch).



▼ **Afb. 37** Een microscopische foto van een dwarsdoorsnede van het ruggenmerg.



In afbeelding 37 zie je een foto van een dwarsdoorsnede van het ruggenmerg. In het buitenste gedeelte ligt de witte stof. Hierin liggen veel uitlopers van schakelneuronen. Ze geleiden impulsen van en naar de hersenen, dus omlaag en omhoog. In het midden bevindt zich een vlindervormig gedeelte dat donkerder van kleur is: de grijze stof. In het midden en aan de rugzijde in de grijze stof liggen de cellichamen van schakelneuronen. Aan de buikzijde liggen de cellichamen van motorische neuronen.

▸▸ PRACTICUMOPDRACHT 2

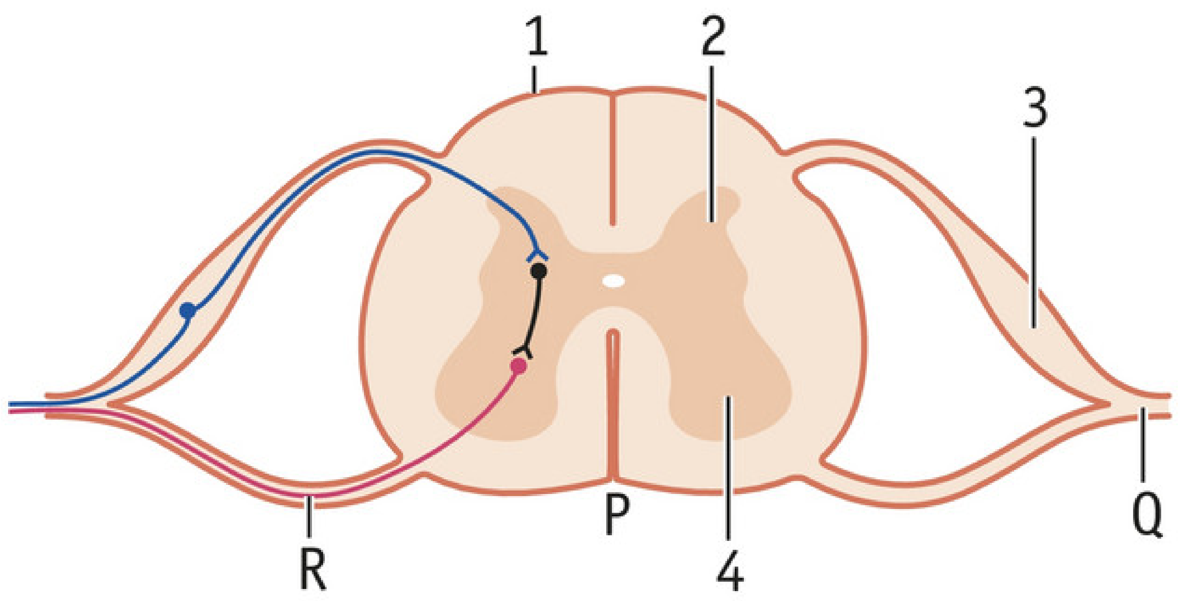
opdrachten

28 Wat veroorzaakt de witte kleur van de witte stof in het ruggenmerg?

29 In afbeelding 38 is een dwarsdoorsnede van het ruggenmerg met aangesloten zenuwen schematisch getekend.

- **a** Met welk nummer is de plaats aangegeven waar zich cellichamen van motorische neuronen bevinden?
- **b** Ligt P aan de buikzijde of aan de rugzijde? Leg je antwoord uit.
- **c** Geleidt uitloper R impulsen naar een effector of naar een receptor? Leg je antwoord uit.
- **d** Welke doorsnede van het ruggenmerg bevat de meeste witte stof: een dwarsdoorsnede die is gemaakt ter hoogte van de halswervels of een dwarsdoorsnede die is gemaakt ter hoogte van de lendenwervels? Leg je antwoord uit.

▶ **Afb. 38** Dwarsdoorsnede van het ruggenmerg (schematisch).



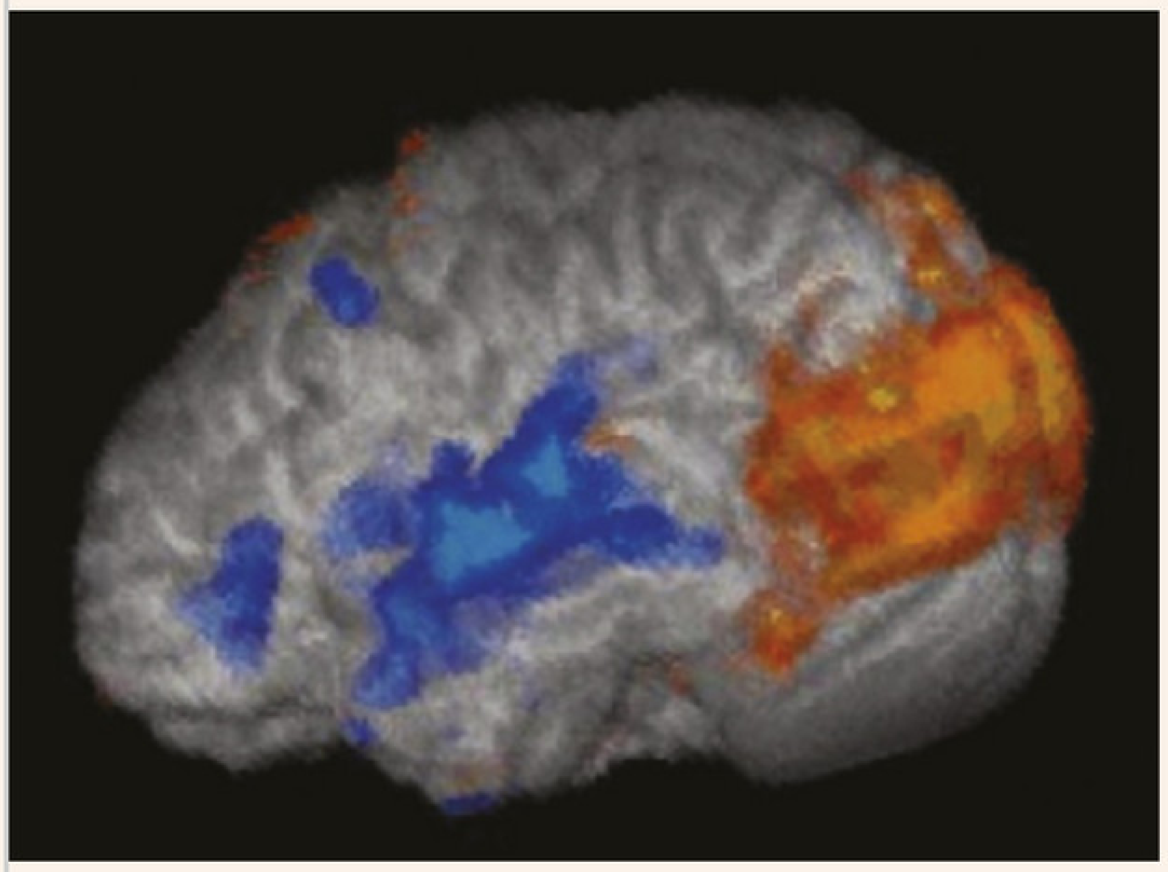
30 In 2011 heeft voetballer Mihai Neşu van FC Utrecht tijdens een training een dwarslaesie in de nek opgelopen. Een dwarslaesie is een beschadiging aan het ruggenmerg, waardoor de verbinding tussen de hersenen, organen en spieren is onderbroken. Als gevolg daarvan kunnen vanuit de lichaamsdelen onder de dwarslaesie geen impulsen meer naar de hersenen worden geleid. Andersom kunnen vanuit de hersenen geen impulsen meer naar deze lichaamsdelen toe worden geleid. De verbinding kan totaal of gedeeltelijk zijn onderbroken. Samen met de hoogte van de dwarslaesie bepaalt dit in welke mate een persoon nog controle heeft over zijn bewegingen en organen en of hij nog gevoel heeft.
Na drie maanden revalidatie vertelt Mihai Neşu in een interview dat alleen zijn rechterarm en zijn hoofd nog volledig functioneren.

- **a** Welke delen van het centrale zenuwstelsel functioneren nog volledig bij Mihai Neşu?
- **b** Is de dwarslaesie in de nek van Mihai Neşu totaal of gedeeltelijk? Leg je antwoord uit.
- **c** Wat zijn de receptoren als Mihai Neşu tijdens het douchen het water over de rechterkant van zijn lichaam voelt stromen? En wat zijn de conductoren?
- **d** Mihai Neşu kan zijn rolstoel besturen met zijn rechterarm. Welk type uitlopers geleiden impulsen naar spieren in zijn hand?

CONTEXT Wetenschap / Leefwereld

Breinbeeldtechniek: fMRI

▼ **Afb. 39** Driedimensionaal beeld.



Bij fMRI (functional Magnetic Resonance Imaging) wordt een scan gemaakt van de hersenen waarbij de hersenactiviteit wordt weergegeven in een driedimensionaal beeld op een beeldscherm (zie afbeelding 39). Wetenschappers en onderzoekers kunnen zo nagaan welke gebieden van de hersenen betrokken zijn bij het verrichten van bepaalde taken zoals praten, een hand bewegen en naar foto's kijken.
Om een fMRI te kunnen maken, gaat een persoon op een tafel liggen. Hij krijgt een headcoil om zijn hoofd, een koptelefoon op en een knoppenkast in zijn hand. De tafel wordt dan in de tunnel van een MRI-scanner geschoven. Dat is een holle, cilindrische magneet. Op de headcoil is een spiegeltje bevestigd waarmee de persoon door de tunnel naar buiten kan kijken. Daar ziet hij een scherm waarop beelden worden geprojecteerd. Met behulp van de knoppenkast kan hij reageren op de geluiden en beelden die worden aangeboden. Wanneer de activiteit in zijn hersenen toeneemt, is dat op een beeldscherm te zien.

opdracht

31 fMRI heeft een groot voordeel in vergelijking met ander hersenonderzoek. Met betrekkelijk weinig ongemak voor de patiënt krijgen artsen en wetenschappers een goed beeld van de hersenschors in actieve toestand.

- **a** Leg uit op welke manieren fMRI van belang kan zijn voor artsen en wetenschappers.
- **b** Welke centra in de hersenschors vertonen activiteit in afbeelding 39?
- **c** Verklaar hoe de activiteit in de hersenschors kan worden gemeten en zichtbaar kan worden gemaakt.
- **d** Bij RS-fMRI (resting state fMRI) wordt de activiteit van de hersenen gemeten terwijl er geen taak wordt uitgevoerd. Wetenschappers kunnen het resultaat van een RS-fMRI-scan van een gezonde persoon vergelijken met die van een persoon met een neurologische aandoening, zoals dementie.
 Wat is het doel hiervan?

Leerdoelen

- Je kunt de functie van reflexen en een reflexboog beschrijven.
- Je kunt de werking van het autonome (of vegetatieve) zenuwstelsel beschrijven.

4 Reflexen en het autonome zenuwstelsel

Met je ogen knipperen, niezen, slikken: je doet het zonder er bij na te denken. Het zijn aangeboren reacties op uitwendige prikkels. Hoe komen deze onbewuste reacties tot stand en wat is het nut ervan?

BEWUSTE EN ONBEWUSTE REACTIES

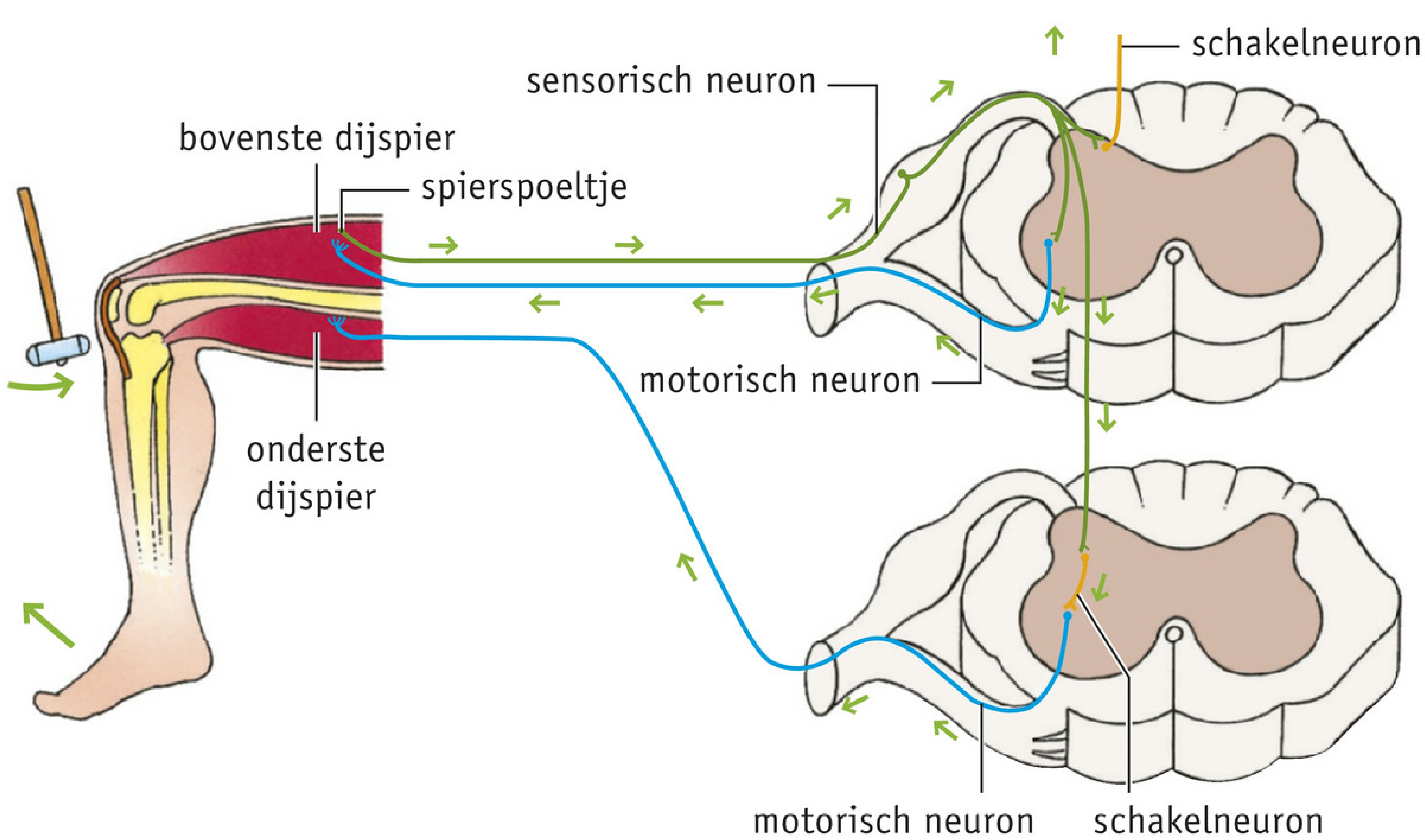
Het animale zenuwstelsel regelt vooral bewuste reacties. Bij een beweging die je bewust wilt maken, ontstaan er impulsen in bewegingscentra van de grote hersenen. Deze impulsen gaan via schakelneuronen naar cellen in de kleine hersenen en vervolgens naar schakelneuronen in de hersenstam en het ruggenmerg. Vanaf daar gaan de impulsen via motorische neuronen naar spieren waardoor deze samentrekken en je een beweging maakt. Het animale zenuwstelsel is ook verantwoordelijk voor onbewuste reacties. Je zintuigen verwerken voortdurend allerlei prikkels uit je omgeving, waar je je niet bewust van bent.

▶▶ PRACTICUMOPDRACHT 3

REFLEXEN

Door met een hamertje of de zijkant van je hand een tik te geven tegen de aanhechtingsplaats van de kniepees onder je knieschijf, wipt het onderbeen omhoog. De reactie van je onderbeen op de tik is een voorbeeld van een reflex. Een **reflex** is een vaste, snelle, onbewuste reactie op een bepaalde prikkel. Door de tik op de kniepees rekt de bovenste dijspier (de strekspier) een klein beetje uit. Zintuigcellen in de dijspier (spierspoeltjes) meten de spanning in de spier. Door uitrekking van de spier worden de spierspoeltjes geprikkeld en ontstaan er impulsen die via sensorische neuronen naar het ruggenmerg worden geleid (zie afbeelding 40). Daar vertakken de uitlopers van de sensorische neuronen zich. Het ene deel van de vertakkingen geleidt impulsen naar motorische neuronen. Deze geleiden op hun beurt weer impulsen naar de bovenste dijspier, waardoor deze samentrekt. Het andere deel van de vertakkingen geleidt impulsen naar schakelneuronen in een lager deel van het ruggenmerg. Deze geleiden impulsen naar motorische neuronen om te verhinderen dat die impulsen naar de onderste dijspier (de buigspier) geleiden. Hierdoor ontspant deze spier.

▶ **Afb. 40** De weg van impulsen bij de kniepeesreflex.



Via schakelneuronen gaan er ook impulsen naar de hersenen. Hierdoor word je je kort na de tik bewust van de tik en van je reactie.
Bij de meeste reflexen zijn de sensorische neuronen alleen via schakelneuronen verbonden met motorische neuronen. De impulsgeleiding bij de kniepeesreflex is bijzonder, doordat sensorische neuronen via een deel van de vertakkingen van de uitlopers direct zijn verbonden met motorische neuronen.

De weg die impulsen bij een reflex afleggen, noem je een **reflexboog**. Een reflexboog bestaat uit een receptor, conductoren in het zenuwstelsel en een effector.
De reflexbogen van hoofd en hals verlopen via de hersenstam. De reflexbogen van romp en ledematen verlopen via het ruggenmerg. De grote hersenen maken geen deel uit van reflexbogen. Wel komen bij reflexen ook impulsen in de grote hersenen aan.
Sommige reflexen zijn betrokken bij het beschermen van je lichaam. Een voorbeeld hiervan is de terugtrekreflex, die optreedt als je met je hand een heet voorwerp aanraakt. De meeste reflexen hebben een functie bij de handhaving van bepaalde houdingen van je lichaam en bij bewegingen. Voorbeelden van reflexen zijn de hoestreflex, de slikreflex, de pupilreflex, de ooglidreflex, de voetzoolreflex en de zuigreflex.

opdrachten

32 Iemand duwt je. Je voelt de duw, kijkt opzij en duwt terug.
- **a** Is deze handeling een bewuste reactie of een reflex? Leg je antwoord uit.
- **b** Beschrijf de weg waarlangs bij deze handeling impulsen naar de primaire gevoelscentra in de grote hersenen worden geleid.
- **c** Wat is bij deze handeling de functie van de primaire gevoelscentra in de grote hersenen? En wat is de functie van de secundaire gevoelscentra?
- **d** Wat is bij deze handeling de functie van de primaire en secundaire bewegingscentra in de grote hersenen?

33 Julia trapt in een punaise. Hierop volgt een reflex: zij trekt haar been omhoog.
- **a** Beschrijf de reflexboog van impulsen die door neuronen worden geleid.
- **b** Wat zijn bij deze reflexboog de conductoren, receptoren en effectoren?

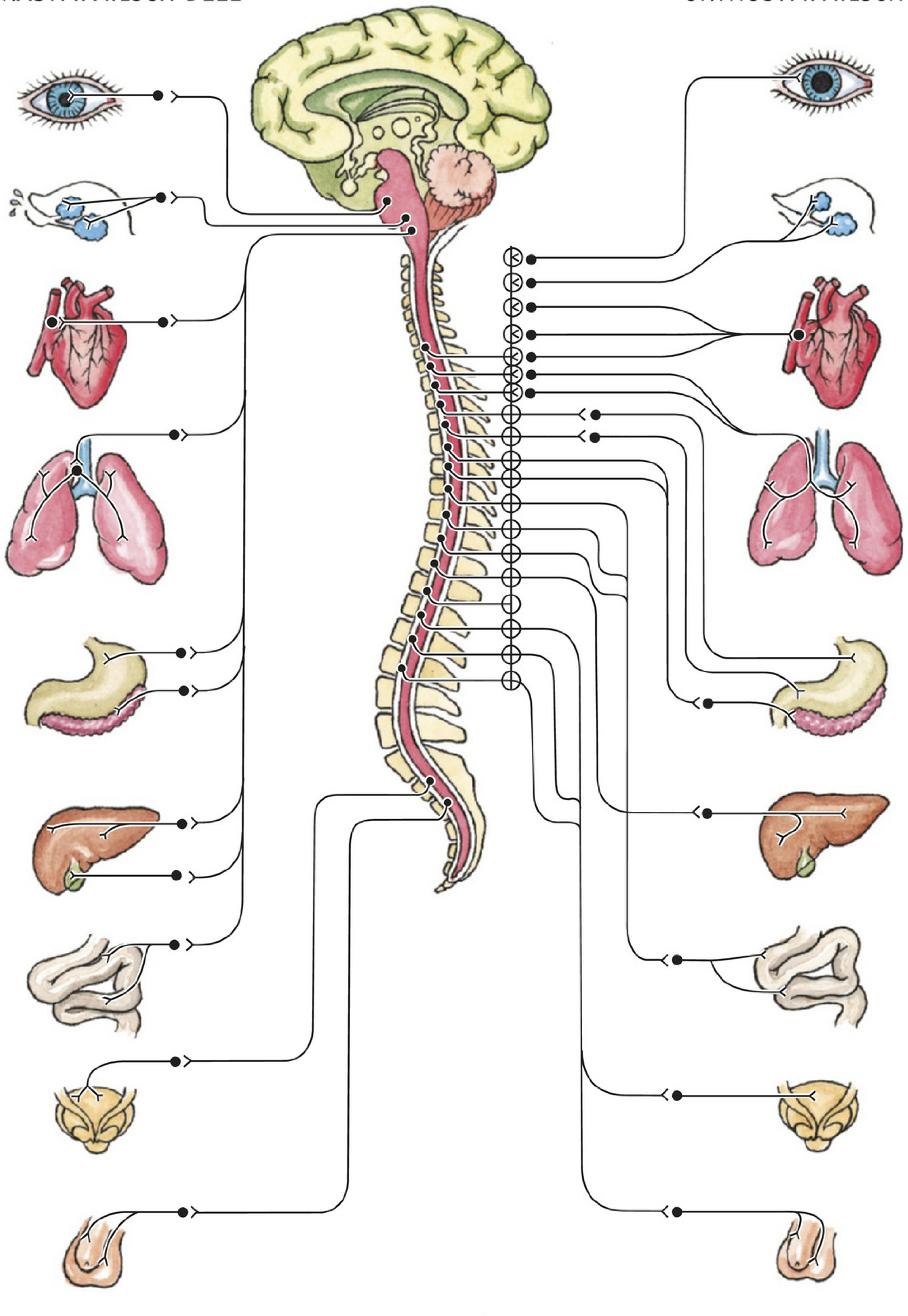
34 Kan bij Mihai Neşu (zie opdracht 30) de kniepeesreflex nog plaatsvinden?
- **a** Leg je antwoord uit.
- **b** Kan Mihai Neşu de tik tegen de kniepees nog voelen? Leg je antwoord uit.

35 Reflexen kun je onderdrukken. Een hete lepel laat je bijvoorbeeld vallen, maar een hete pan soep niet zo snel.
- **a** Leg uit hoe je zenuwstelsel een reflex kan onderdrukken.
- **b** Wanneer je een operatie aan je voet ondergaat, kan dat onder plaatselijke verdoving. Je blijft dan bij bewustzijn maar voelt de pijn niet. De bekendste vorm is de ruggenprik. Door een vloeistof om het ruggenmerg te spuiten, worden de sensorische en motorische neuronen in het onderlichaam verdoofd.
 Is het mogelijk dat je je voet in een reflex terugtrekt tijdens de operatie als je een ruggenprik hebt gekregen? Leg je antwoord uit.
- **c** Is het mogelijk dat je tijdens de operatie je voet bewust terugtrekt? Leg je antwoord uit.

HET AUTONOME ZENUWSTELSEL

Het autonome (of vegetatieve) zenuwstelsel staat niet onder invloed van de wil. Het werkt nauw samen met het hormoonstelsel en regelt onder andere de werking van de spieren van inwendige organen en klieren. Het autonome zenuwstelsel kun je onderverdelen in het orthosympatische deel en het parasympatische deel (zie afbeelding 41). Deze delen hebben een tegengestelde werking. Ze werken samen om de homeostase in het lichaam te handhaven. Beide delen van het autonome zenuwstelsel zijn steeds actief. Het hangt van de omstandigheden af welk deel op een bepaald moment de sterkste activiteit vertoont. Bepaalde centra in de hersenstam coördineren de activiteiten van het autonome zenuwstelsel.
Het **orthosympatische deel** beïnvloedt de organen op zo'n manier dat het lichaam activiteiten kan verrichten waar energie voor nodig is. Door verbranding te bevorderen wordt energie vrijgemaakt. Impulsen vanuit het orthosympatische deel verhogen de hartslagfrequentie, verwijden de bloedvaten naar de skeletspieren, zetten de lever aan om glycogeen om te zetten in glucose, verhogen de ademfrequentie en verwijden de vertakkingen van de bronchiën. Het orthosympatische deel remt de organen van het verteringsstelsel en de nieren in hun werking.

▼ **Afb. 41** Het autonome zenuwstelsel.



Het **parasympatische deel** beïnvloedt de organen zodat het lichaam in een toestand van rust en herstel kan komen. Het bevordert de stofwisseling. De energie die daarbij nodig is, wordt vastgelegd in de organische stoffen die worden gevormd. Impulsen vanuit het parasympatische deel stimuleren de productie van verteringssappen, de darmbeweging, de omzetting van glucose in glycogeen in de lever, de verwijding van de bloedvaten naar het verteringsstelsel en de werking van de nieren. Ze verlagen onder andere de hartslag- en de ademfrequentie.

INNERVEREN

Alle organen in je lichaam zijn verbonden met zenuwen die de organen door impulsen kunnen beïnvloeden. Dit noem je **innerveren**. Een orgaan dat door een bepaald deel van het centrale zenuwstelsel wordt beïnvloed, is het **doelwitorgaan**. Elk doelwitorgaan wordt geïnnerveerd door twee zenuwen van het autonome zenuwstelsel: een orthosympatische en een parasympatische zenuw. Je noemt dit **dubbele innervatie**. Hierdoor kan de werking van een orgaan worden gestimuleerd of geremd.

opdrachten

36 **a** Welk deel van het autonome zenuwstelsel is 's nachts het meest actief? Leg je antwoord uit.

b In stresssituaties geeft de hypothalamus impulsen af die via het ruggenmerg aankomen in het bijniermerg. Het bijniermerg geeft vervolgens adrenaline af. Welk deel van het autonome zenuwstelsel is hier actief? Leg je antwoord uit.

c Tot welk deel van het zenuwstelsel behoort een motorisch neuron dat deel uitmaakt van de reflexboog waardoor je je hand terugtrekt als je iets heets aanraakt: tot het animale of tot het autonome (vegetatieve) zenuwstelsel? Leg je antwoord uit.

d Behoort een neuron dat is verbonden met een zweetklier tot het animale zenuwstelsel of tot het autonome zenuwstelsel? Leg je antwoord uit.

e Bevinden zich in je arm uitlopers van het autonome zenuwstelsel? Leg je antwoord uit.

37 Een neuron dat behoort tot het parasympatische deel van het autonome zenuwstelsel is verbonden met spierweefsel in de darmwand.

a In welke situatie is de impulsfrequentie in dit neuron het hoogst: als je hardloopt of als je na een maaltijd een film bekijkt? Leg je antwoord uit.

b Wat gebeurt er met je hartslagfrequentie als je medicijnen slikt die het parasympatische deel van het autonome zenuwstelsel remmen? Leg je antwoord uit.

CONTEXT Beroep

Aangeboren reflexen

▼ **Afb. 42** Moro-reflex.



Roos is verloskundige en vertelt: 'Baby's hoeven vaak niet te leren hoe iets moet. Ze kunnen het meteen, want ze komen ter wereld met een aantal nuttige, aangeboren reflexen. Door de zoekreflex draait een baby zijn hoofd automatisch in de richting van iets warms en zachts dat zijn wang raakt, zoals de warme borst van zijn moeder. Wanneer een baby de tepel vindt met zijn mond, treedt de zuigreflex in werking. Een baby kan enorm krachtig zuigen aan de tepel om aan melk te komen. Door de slikreflex kan de baby melk doorslikken. Baby's hebben ook reflexen die geen functie lijken te hebben. Als je een baby vlak na de geboorte onder de oksels oppakt en met de voetjes een ondergrond laat aanraken, tilt hij eerst één beentje op en daarna het tweede beentje. Deze loopreflex vertoont een baby na vier weken niet meer. Wanneer je op het open handje van een baby duwt, knijpt hij zijn handje stevig dicht. De voetzoolreflex levert ook een soort grijpeffect op. Door op de voetzool te drukken, krullen de tenen om. Zodra een baby schrikt of het gevoel heeft dat hij valt, treedt de Moro-reflex op. De baby ademt snel in, strekt zijn armpjes en beentjes wijd en spreidt de handen en vingers (zie afbeelding 42). Daarna klemt hij zijn armpjes voor zijn borst alsof hij iemand wil vastgrijpen.'

opdracht

38 a Noteer twee redenen waarom een verloskundige de reflexen bij een pasgeboren baby test.

b De meeste aangeboren reflexen van een baby verdwijnen na ongeveer drie maanden.
Leg uit waarom het beter is dat de meeste aangeboren reflexen na een tijdje verdwijnen.

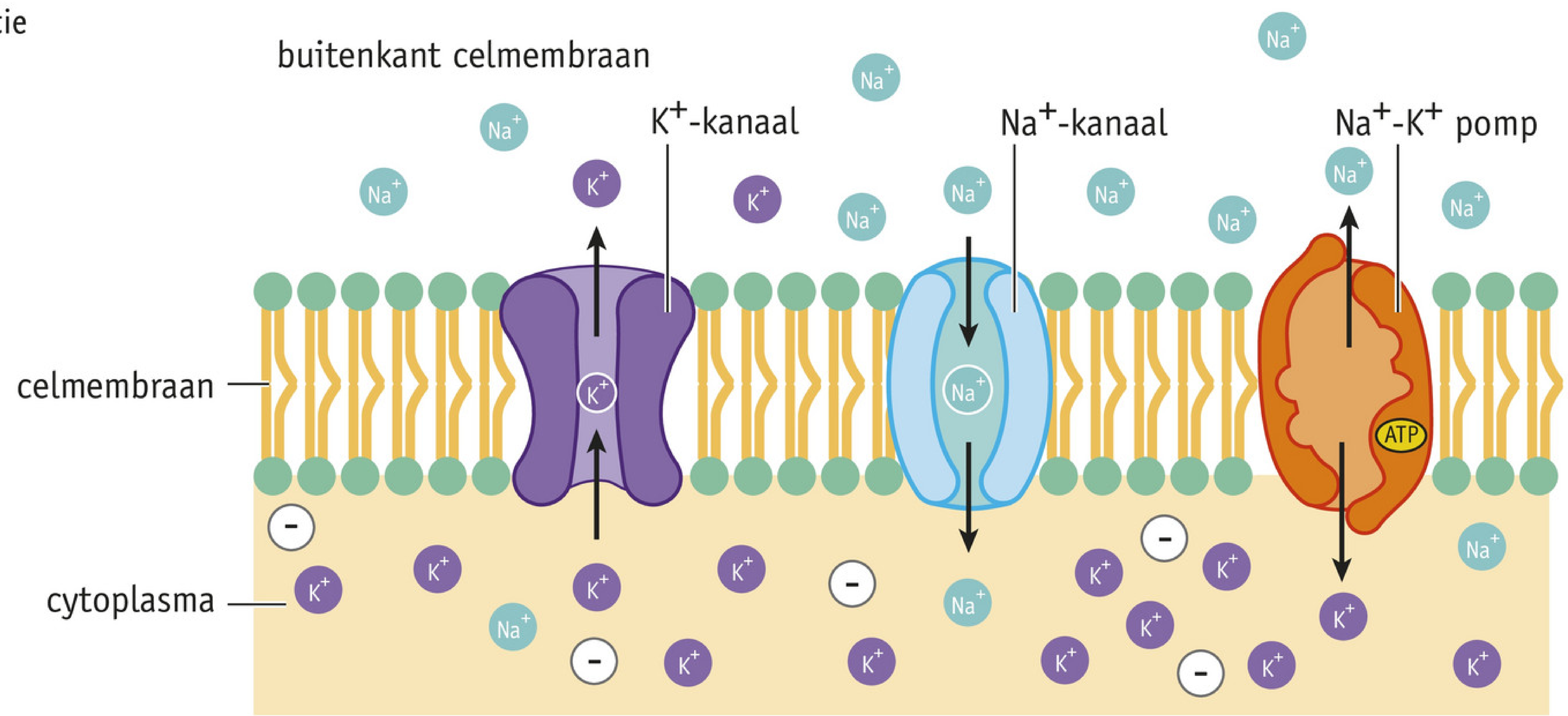
c Een deel van de aangeboren reflexen van baby's lijkt geen duidelijke functie meer te hebben voor de moderne mens.
Welk nut hadden de grijpreflex, de voetzoolreflex en de Moro-reflex in de periode dat (behaarde) moeders hun kind ronddroegen en ze af en toe hun handen vrij moesten hebben om voedsel te zoeken?

Leerdoelen
- Je kunt beschrijven hoe impulsgeleiding plaatsvindt.
- Je kunt beschrijven hoe impulsoverdracht plaatsvindt.

5 Neurale regulatie

Bij mensen met ADHD blijken bepaalde neurotransmitters in verminderde hoeveelheid voor te komen in het voorste gedeelte van de hersenen. Hoe kan dit hun gedrag beïnvloeden?

RUSTPOTENTIAAL
Het zenuwstelsel maakt communicatie mogelijk tussen zintuigcellen en neuronen, tussen neuronen onderling en tussen neuronen en spieren en klieren. Dat gebeurt door impulsgeleiding en de afgifte van neurotransmitters.
Bij een neuron dat geen impuls geleidt, heeft het cytoplasma een negatieve elektrische lading ten opzichte van de buitenkant van het neuron. Dit verschil in elektrische lading is bij alle neuronen die geen impuls geleiden ongeveer even groot (–70 mV). Dit noem je de **rustpotentiaal**. Het verschil in elektrische lading ontstaat doordat de ionenconcentratie aan beide kanten van het celmembraan niet gelijk is. Aan de buitenkant bevinden zich meer Na^+-ionen dan K^+-ionen. In het cytoplasma bevinden zich meer K^+-ionen dan Na^+-ionen. Ook bevinden zich in het cytoplasma negatief geladen ionen (zie afbeelding 43). Door een **ionenpomp** kunnen ionen tegen het concentratieverval in, in of uit de cel worden getransporteerd. In een neuron blijft het verschil in ionenconcentratie gehandhaafd door de werking van **natrium-kaliumpompen**. De transporteiwitten van deze ionenpomp transporteren actief natriumionen de cel uit en kaliumionen de cel in. De benodigde energie is afkomstig uit ATP. Sommige getransporteerde ionen diffunderen terug doordat het celmembraan toch een beetje permeabel is voor ionen.

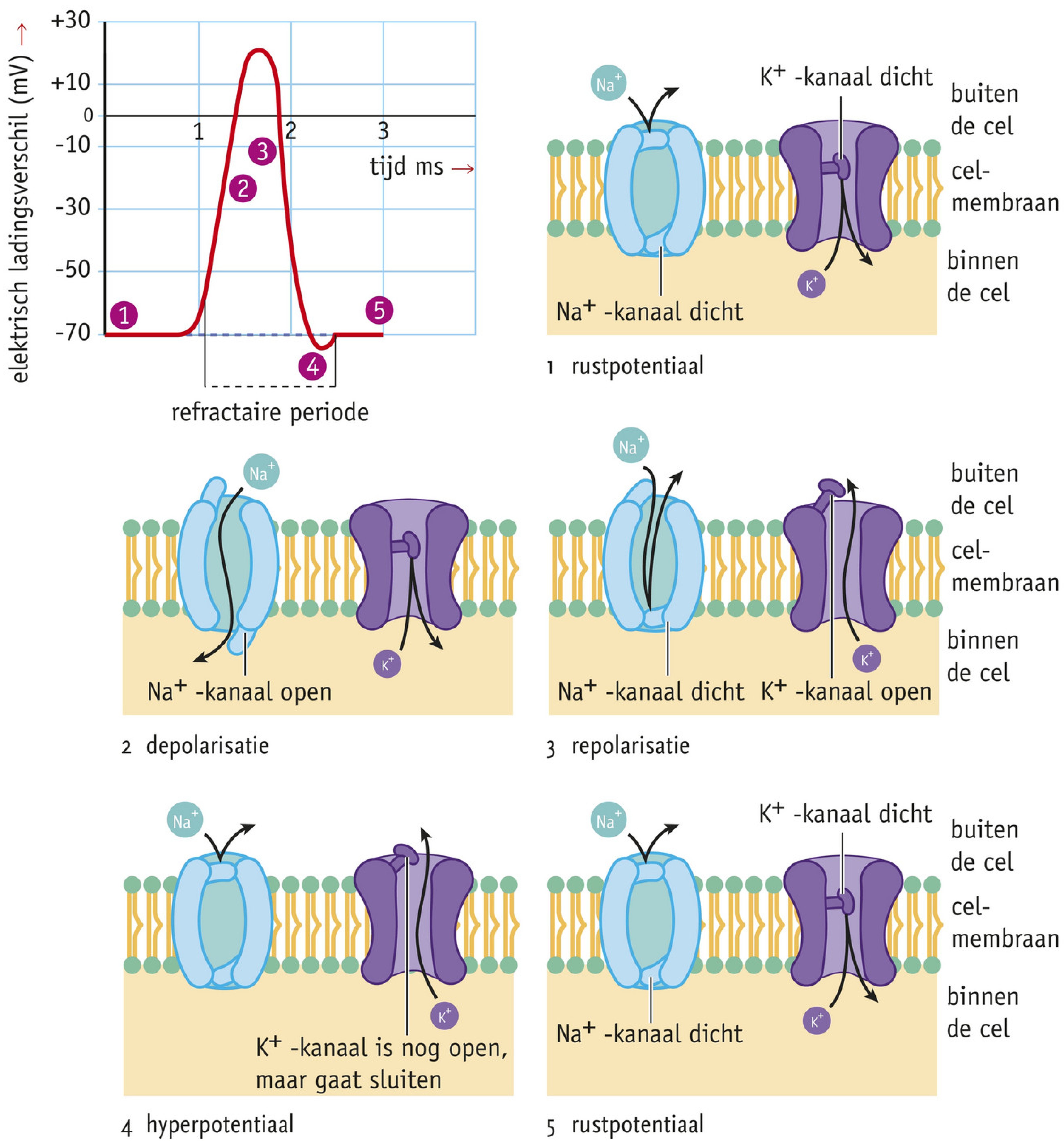


▶ **Afb. 43** De ionenconcentratie tijdens de rustpotentiaal.

IMPULSGELEIDING
Door het binden van neurotransmitters of door het toedienen van een prikkel op een bepaalde plaats van het celmembraan van een neuron, verandert de permeabiliteit van het celmembraan voor ionen. Bepaalde porie-eiwitten in het celmembraan openen en laten ionen door. Deze porie-eiwitten noem je ook wel ionkanalen. Ionkanalen laten specifiek een bepaald type ionen door. Eerst openen de **Na^+-kanalen** in het celmembraan, waardoor Na^+-ionen de cel in gaan. Hierdoor verandert de elektrische lading van het cytoplasma in het neuron en zal de rustpotentiaal afnemen (**depolarisatie**). Wanneer het verschil

in elektrische lading afneemt tot de **drempelwaarde** (ongeveer –50 mV) kan er een impuls of **actiepotentiaal** (actiefase) ontstaan (zie afbeelding 44). Bij een impuls krijgt de binnenkant van het celmembraan door het ionentransport ongeveer 1 ms (milliseconde) een positieve lading (ongeveer +30 mV) ten opzichte van de buitenkant. Na de actiepotentiaal sluiten de Na^+-kanalen en openen de **K^+-kanalen**. Door het transport van K^+-ionen naar buiten wordt de binnenkant van het celmembraan weer negatief ten opzichte van de buitenkant (**repolarisatie**). Doordat de K^+-kanalen vertraagd sluiten, treedt er zelfs korte tijd **hyperpolarisatie** op. De elektrische lading is dan even lager dan –70 mV.
Vanaf het begin van een actiepotentiaal tot aan het herstel van de rustpotentiaal kan het celmembraan gedurende korte tijd geen impulsen geleiden. Wanneer de rustpotentiaal weer is bereikt, zijn de natrium- en kaliumionen anders verdeeld dan vóór de actiepotentiaal. De natrium-kaliumpomp herstelt de normale ionenverdeling weer. Zolang een bepaald deel van het celmembraan de normale ionenverdeling nog niet heeft bereikt, is dit deel niet of minder goed in staat nieuwe impulsen te geleiden. Deze periode noem je de **refractaire periode** (herstelfase). De refractaire periode duurt ook ongeveer 1 ms. Hierna kan het neuron opnieuw impulsen geleiden.

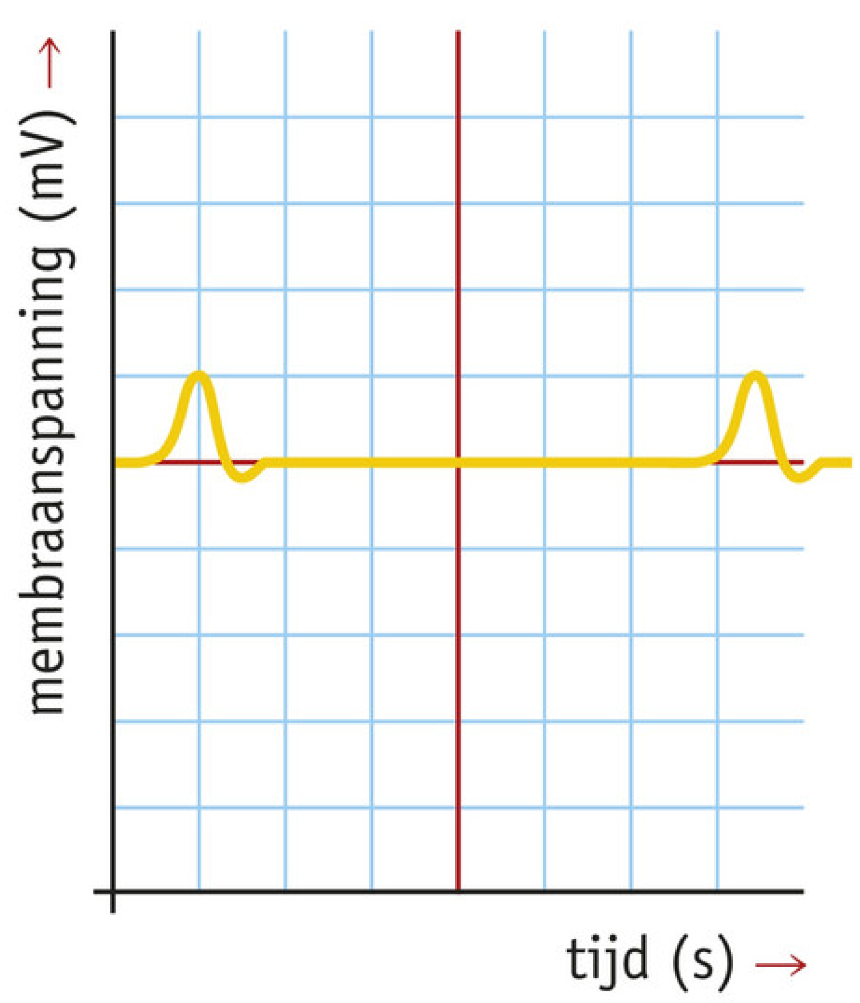
▶ **Afb. 44** Het ontstaan van een actiepotentiaal.



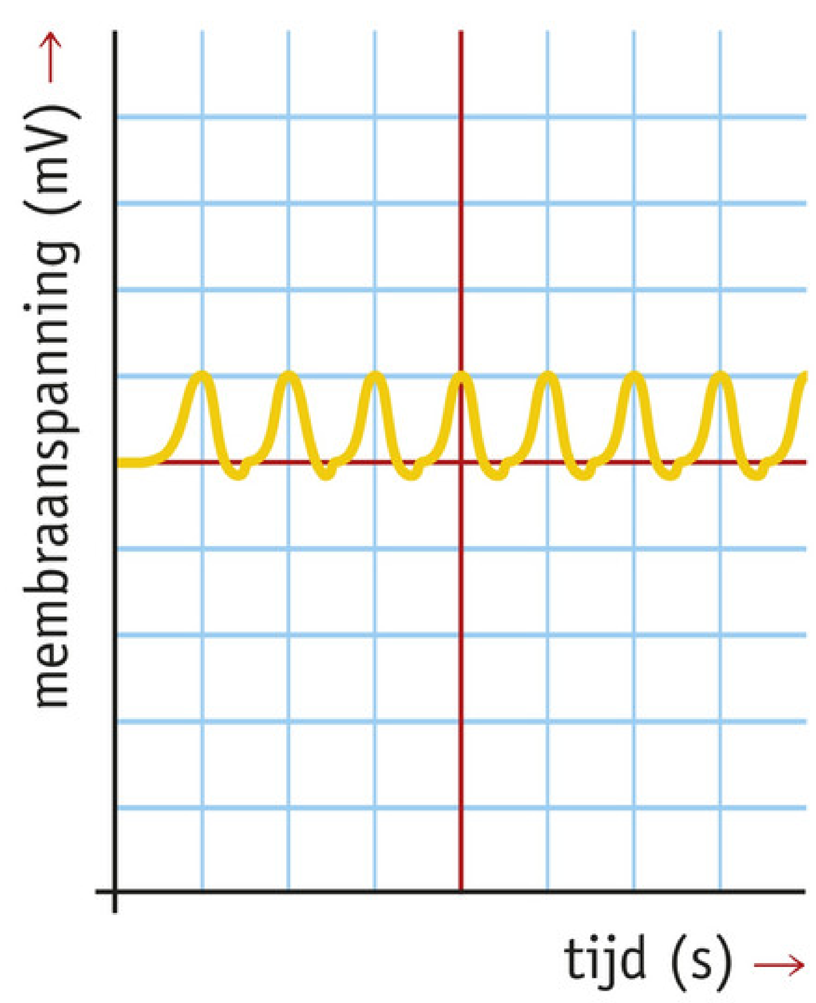
Impulssterkte en impulsfrequentie

De omzetting van een prikkel in een impuls gebeurt volgens het **alles-of-nietsprincipe**. Bij een heel zwakke prikkel kan een neuron het verschil in elektrische lading van het celmembraan handhaven. Er gaan dan te weinig Na^+-kanalen open waardoor er onvoldoende Na^+-ionen naar binnen kunnen stromen en de drempelwaarde van –50 mV niet wordt gehaald. De prikkelsterkte ligt onder de drempelwaarde. Deze drempelwaarde noem je de **prikkeldrempel**. Dit is de kleinste sterkte van een prikkel die een impuls veroorzaakt.
Als een prikkel sterk genoeg is, gaan er zoveel Na^+-kanalen open dat er voldoende Na^+-ionen naar binnen kunnen stromen om de drempelwaarde van –50 mV te halen. Het neuron kan het verschil in elektrische lading van het celmembraan niet meer handhaven waardoor een impuls ontstaat in het neuron.
De grootte van de verandering die optreedt in de elektrische lading van het celmembraan, is de **impulssterkte**. De impulssterkte is voor alle neuronen gelijk. Er is bijvoorbeeld geen verschil tussen de impulssterkte in een motorisch neuron in je linkerbeen en de impulssterkte in een sensorisch neuron in je linkerarm.
Zintuigcellen verwerken prikkels die in sterkte kunnen verschillen. Een geluid kan bijvoorbeeld hard of zacht zijn. Door een sterkere prikkel ontstaan er meer impulsen. Het aantal impulsen dat een neuron per tijdseenheid geleidt (bijvoorbeeld per seconde), is de **impulsfrequentie**. Wanneer je oren een hard geluid opvangen, worden veel impulsen per seconde door de sensorische neuronen in je gehoorzenuwen geleid. De impulsfrequentie is dan hoog. Wanneer je oren een zacht geluid opvangen, is de impulsfrequentie laag. Hoe sterker de prikkel, hoe hoger de impulsfrequentie is (zie afbeelding 45).
Ook in motorische neuronen kan de impulsfrequentie variëren. Hoe hoger de impulsfrequentie in motorische neuronen, hoe krachtiger de samentrekking van spieren of hoe groter de afgifte van stoffen door klieren.

Afb. 45 Impulsgeleiding in een neuron.



1 impulsfrequentie na een zwakke prikkel



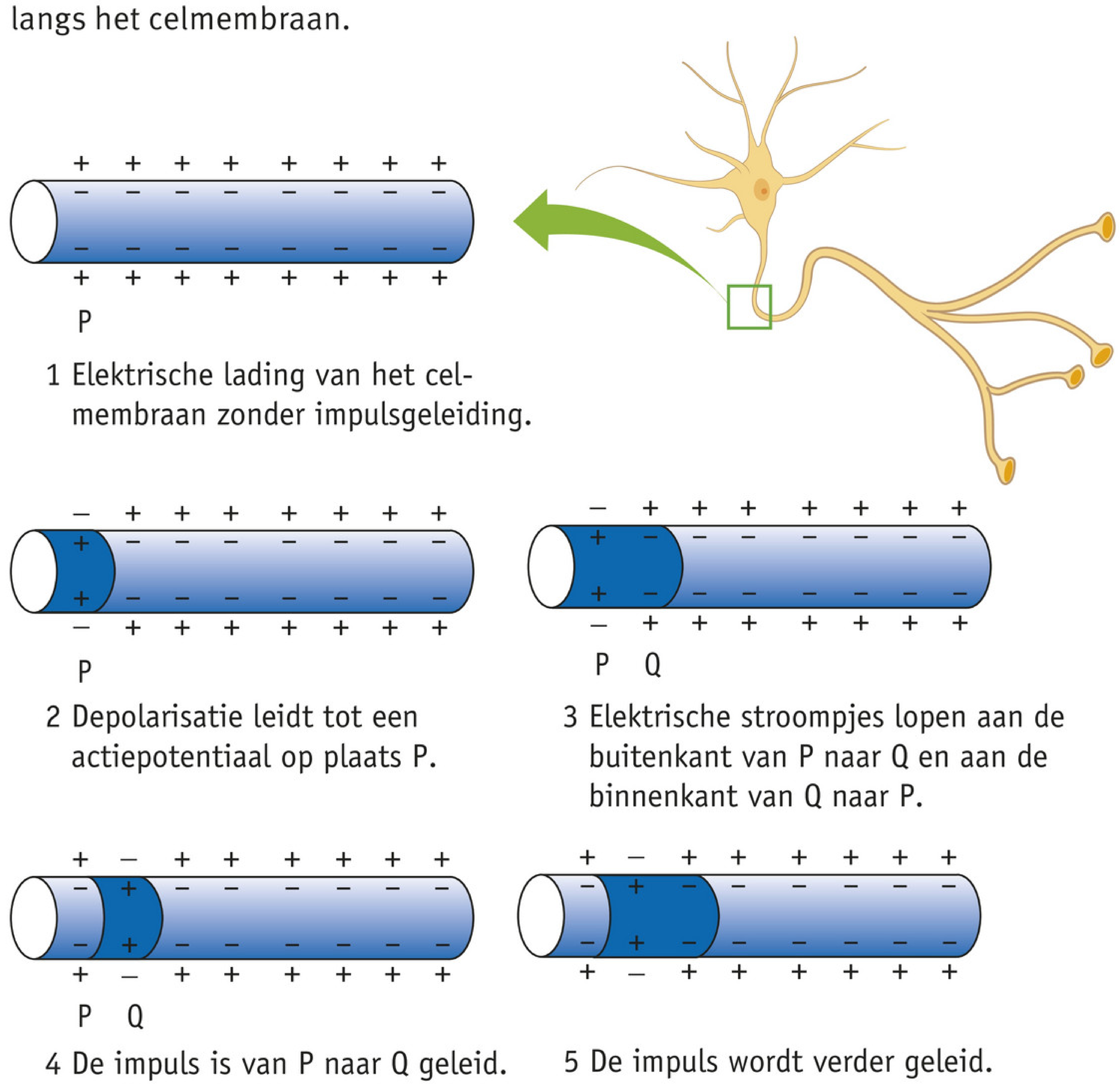
2 impulsfrequentie na een sterke prikkel

Impulsgeleiding in een ongemyeliniseerde neuronuitloper

Afbeelding 46 geeft weer hoe een ongemyeliniseerde neuronuitloper een impuls geleidt. Afbeelding 46.1 stelt de uitloper in rust voor. In afbeelding 46.2 is de elektrische lading van plaats P veranderd waardoor daar een actiepotentiaal ontstaat. Tijdens de actiepotentiaal ontstaat door depolarisatie op plaats P een potentiaalverschil van +30 mV tussen de binnenzijde en de buitenzijde van het celmembraan. Hierdoor ontstaat ook een potentiaalverschil tussen plaats P en Q. De verandering van elektrische lading heeft tot gevolg dat er elektrische stroompjes lopen aan de binnen- en buitenkant van het celmembraan. Hierdoor keert de oorspronkelijke elektrische lading op plaats P terug. Hier sluiten de Na^+-kanalen en openen de K^+-kanalen. Op plaats Q verandert de elektrische lading en bereikt de

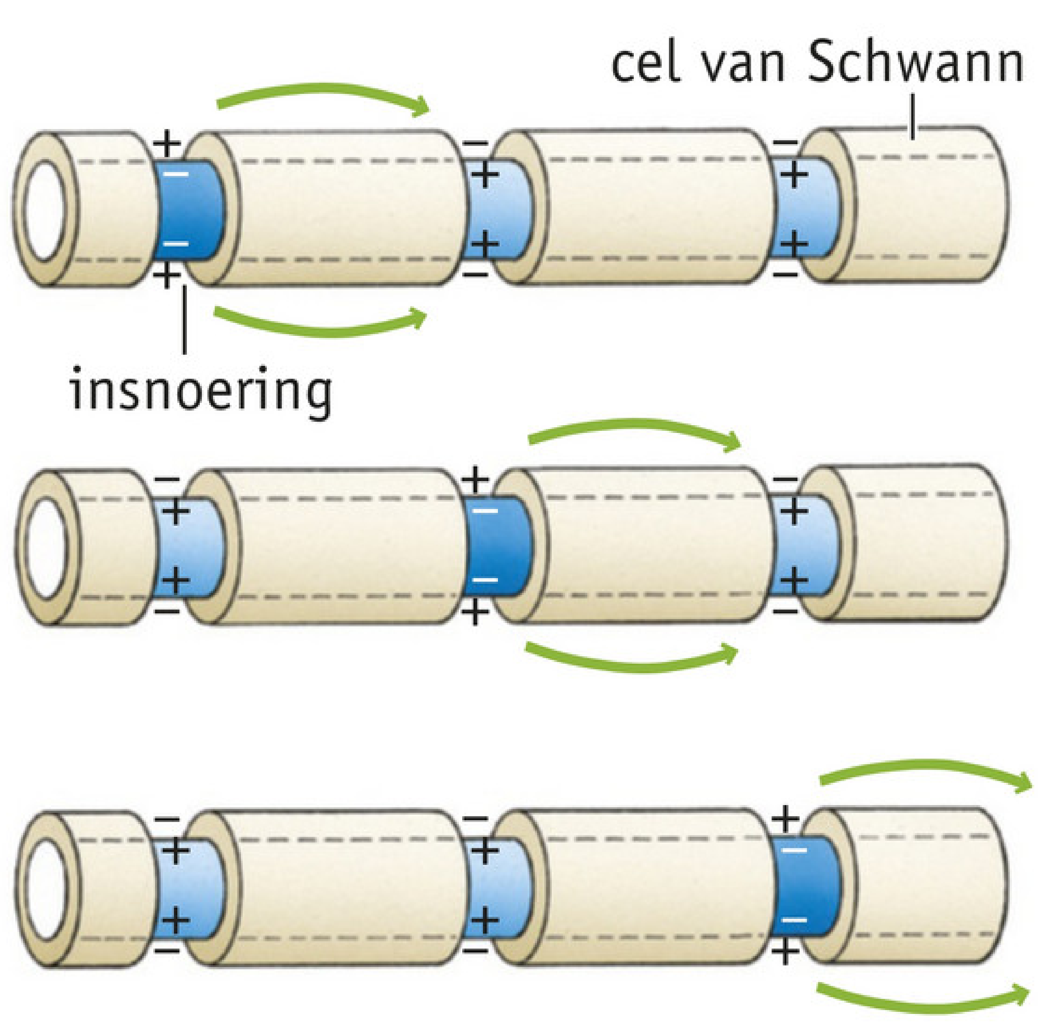
depolarisatie de drempelwaarde. Hierdoor openen de Na^+-kanalen op plaats Q waardoor daar een actiepotentiaal ontstaat en de impuls zich verplaatst van plaats P naar Q. Hierna geleidt de impuls vanaf plaats Q op dezelfde manier verder langs het celmembraan.

▶ **Afb. 46** Impulsgeleiding in een uitloper van een neuron (schematisch).



SALTATOIRE IMPULSGELEIDING

▼ **Afb. 47** Saltatoire impulsgeleiding in een gemyeliniseerd axon.



Bij een axon dat is omgeven door een myelineschede, kan alleen bij de insnoeringen ionentransport plaatsvinden. Daardoor kan alleen op deze plaatsen de elektrische lading van het celmembraan kort veranderen. Hierdoor 'springt' een impuls als het ware van insnoering naar insnoering. Je noemt deze manier van impulsgeleiding **saltatoire** of **sprongsgewijze impulsgeleiding** (zie afbeelding 47). Deze impulsgeleiding verloopt wel vijftig keer zo snel als de impulsgeleiding in een neuronuitloper zonder myelineschede.

opdrachten

39 a Een neuron dat geen impuls geleidt, gebruikt toch energie. Leg dit uit.
b Voor een bepaald neuron duren zowel de actiepotentiaal als de refractaire periode 2 ms.
Hoe groot is de maximale impulsfrequentie in dit neuron per seconde?

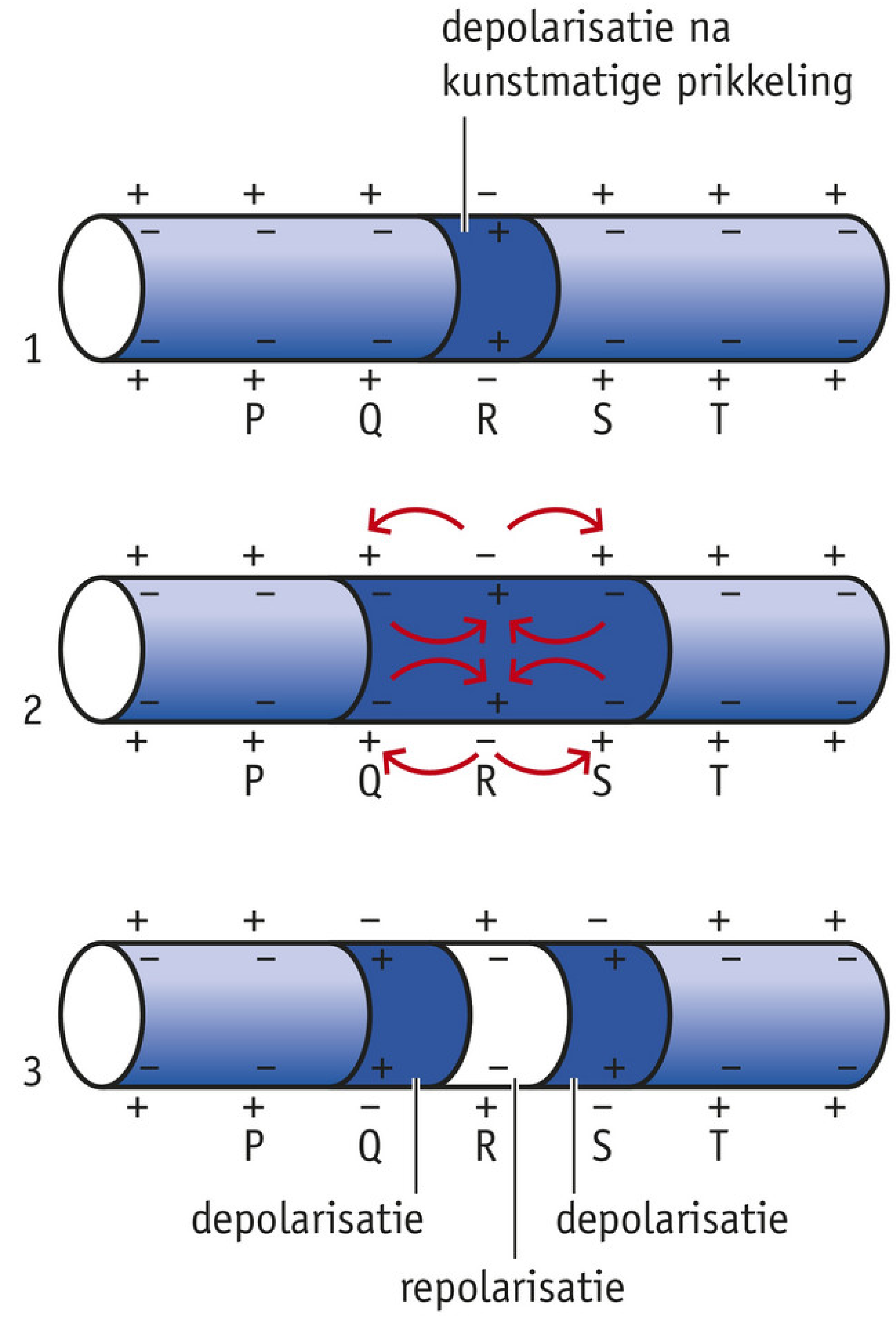
40 Je balt je rechtervuist.
a Verandert hierdoor de impulssterkte in motorische neuronen in je rechterarm? Zo ja, hoe?
b Verandert hierdoor de impulsfrequentie? Zo ja, hoe?
c Je steekt in het donker een kaars aan.
Wordt hierdoor de impulsfrequentie in de sensorische neuronen in je oogzenuwen verhoogd of verlaagd?

41 Bij mensen met MS (multipele sclerose) zijn de myelinescheden van axonen beschadigd en daardoor verloopt de impulsgeleiding veel langzamer. Leg dit uit.

42 Je kunt een uitloper van een neuron kunstmatig prikkelen, bijvoorbeeld met een micronaald (mechanisch), door een stroomstoot toe te dienen (elektrisch) of door bepaalde stoffen op het celmembraan te laten inwerken (chemisch). Wanneer de toegediende prikkel sterk genoeg is, ontstaat er een actiepotentiaal.

a In afbeelding 48 zie je een kunstmatige prikkeling schematisch weergegeven.
Waardoor kan de impuls in dit geval twee kanten op worden geleid? Noem twee redenen.

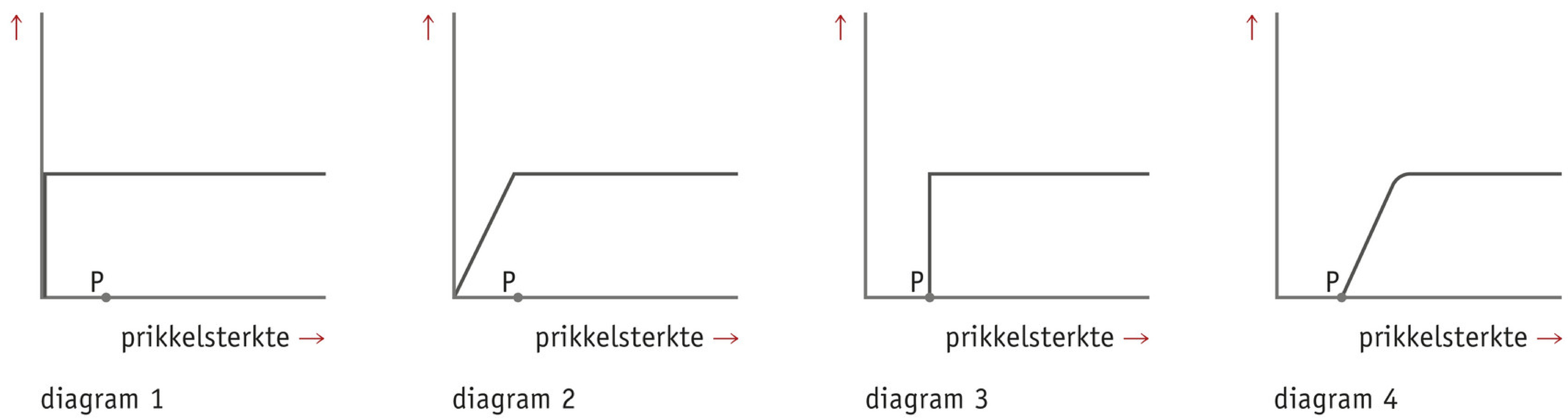
▶ **Afb. 48** Kunstmatige prikkeling van een uitloper van een neuron.



b Aan een neuron worden kunstmatig prikkels met toenemende prikkelsterkte toegediend. De impulssterkte en de impulsfrequentie worden gemeten. In afbeelding 49 zijn de resultaten in diagrammen weergegeven.
In welk diagram is het verband tussen prikkelsterkte en impulssterkte juist weergegeven?

c In welk diagram is het verband tussen prikkelsterkte en impulsfrequentie juist weergegeven?

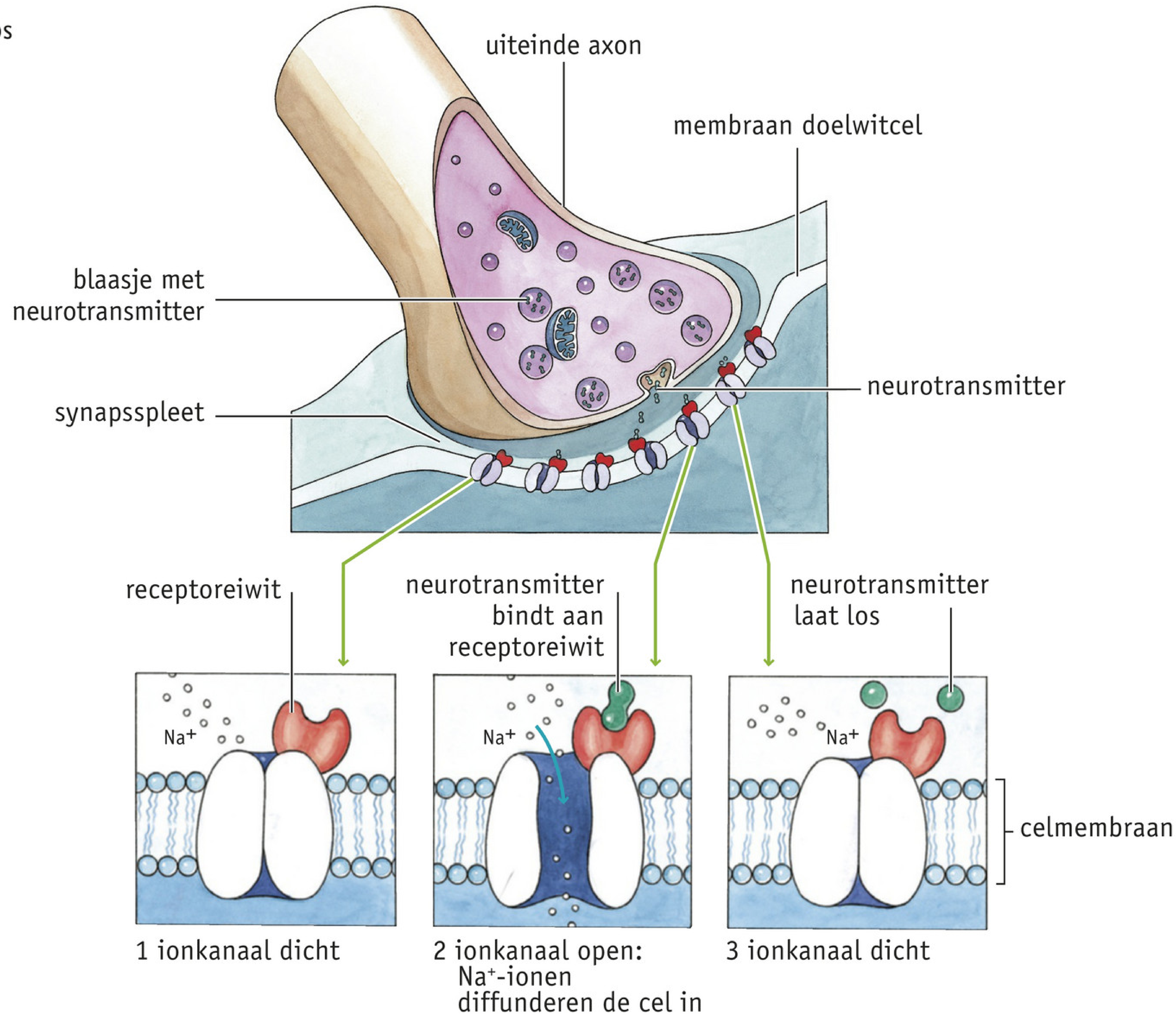
▼ **Afb. 49** Meting impulssterkte en impulsfrequentie.



IMPULSOVERDRACHT

Een synaps is een cell junction die bestaat uit een **presynaptisch membraan** (het uiteinde van het aanvoerende axon) en een **postsynaptisch membraan** (membraan van de doelwitcel). Tussen deze twee membranen bevindt zich de synaptische spleet (zie afbeelding 50).
Wanneer er geen impulsen zijn, heerst zowel bij het presynaptische als bij het postsynaptische membraan de rustpotentiaal. Als er wel een impuls aankomt, komen er neurotransmittermoleculen in de synaptische spleet terecht. De neurotransmittermoleculen binden aan receptoreiwitten op de ionkanalen in het postsynaptische membraan van de doelwitcel. Hierdoor verandert de ruimtelijke structuur van de ionkanalen waardoor ze opengaan en ionen de cel in diffunderen.

▶ **Afb. 50** Processen in een synaps (schematisch).



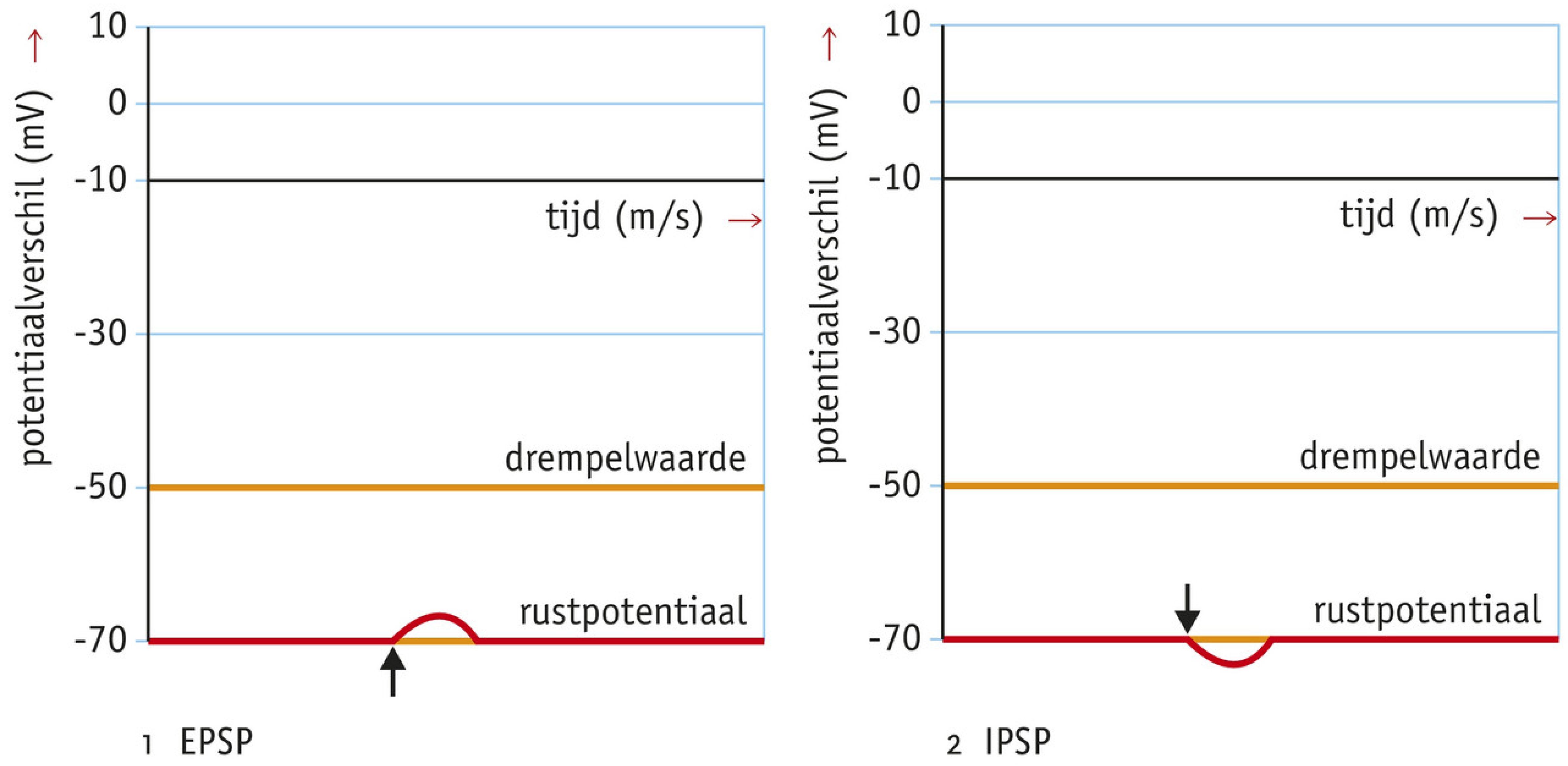
Neurotransmitters blijven zeer korte tijd in de synaptische spleet aanwezig, doordat ze door enzymen worden afgebroken of weer worden opgenomen door het presynaptische membraan. De verandering in de ionenpermeabiliteit van het postsynaptische membraan duurt dan ook maar enkele milliseconden.

IMPULSOVERDRACHT VAN NEURON NAAR NEURON

In het postsynaptische membraan van een neuron bepaalt de combinatie van het type neurotransmitter en het type receptoreiwit welke ionkanalen er opengaan. Zo kunnen neurotransmitters binden aan de receptoreiwitten waardoor Na^+-kanalen en K^+-kanalen opengaan. Dat heeft een kleine depolarisatie van het postsynaptische membraan tot gevolg (zie afbeelding 51.1). Dit noem je een **exciterende postsynaptische potentiaal** (exciteren = opwekken) of **EPSP**.

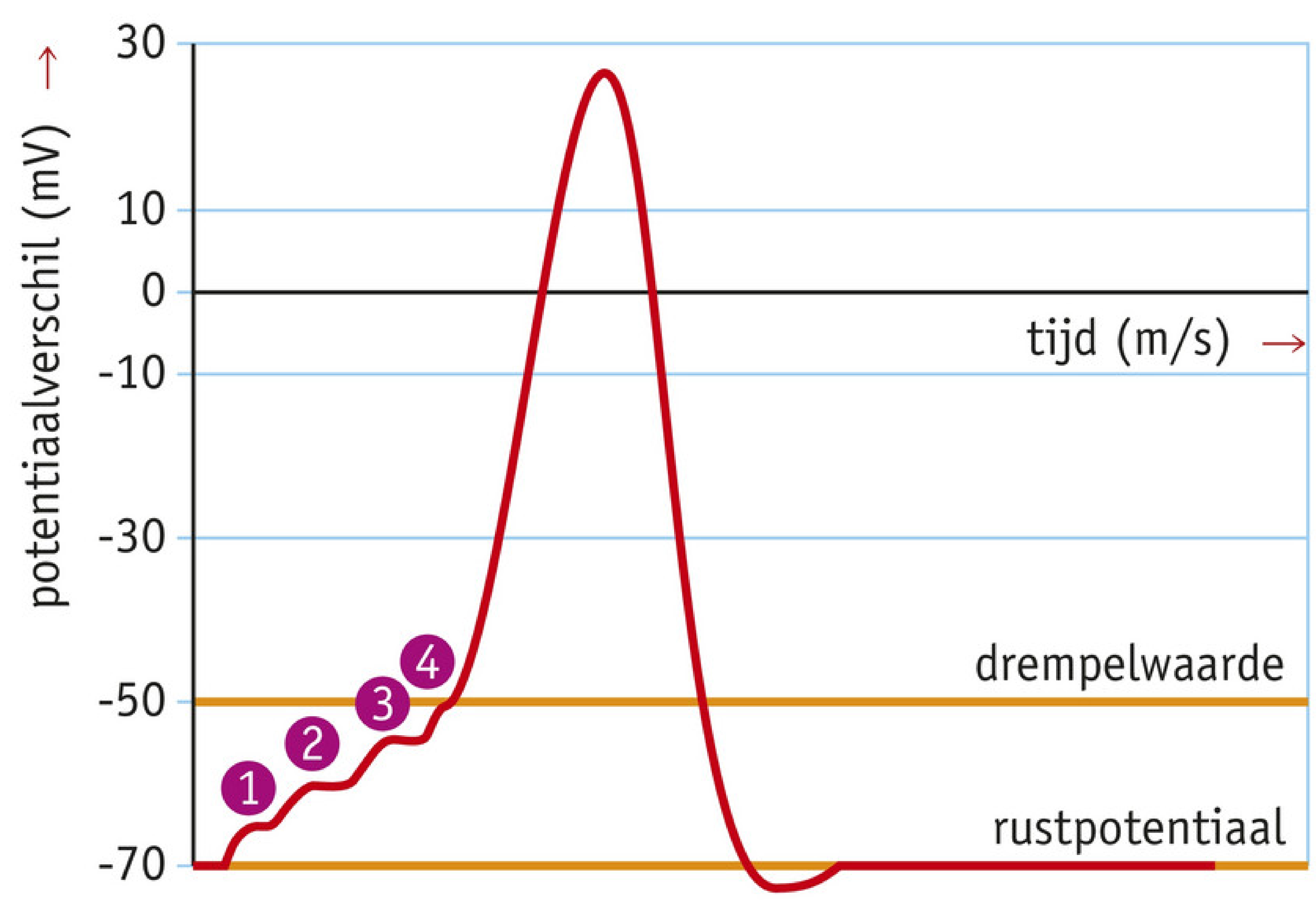
Bij bepaalde combinaties van neurotransmitter en receptoreiwit gaan er ionkanalen open voor K^+-ionen en/of Cl^--ionen, maar blijven de porie-eiwitten voor Na^+-ionen dicht. Dit resulteert in een kleine hyperpolarisatie van het postsynaptische membraan (zie afbeelding 51.2). Dit noem je een **inhiberende postsynaptische potentiaal** (inhiberen = remmen) of **IPSP**.

Afb. 51 Postsynaptische potentialen.



Op een neuron kan een groot aantal neuronen aangesloten zijn. Er komen dan veel axonuiteinden voor op het cellichaam en op de dendrieten van een neuron. In het postsynaptische membraan bevinden zich verschillende typen receptoreiwitten. Hierdoor kunnen tegelijkertijd zowel EPSP's (depolarisaties) als IPSP's (hyperpolarisaties) ontstaan. Eén enkele EPSP is niet voldoende om de drempelwaarde voor een actiepotentiaal van het postsynaptische neuron te bereiken. Maar als uit meerdere axonuiteinden tegelijk of kort na elkaar neurotransmitter vrijkomt, tellen de depolarisaties bij elkaar op (**summatie**). Samen kunnen ze de drempelwaarde wel overschrijden (zie afbeelding 52).

Afb. 52 Summatie van depolarisaties.



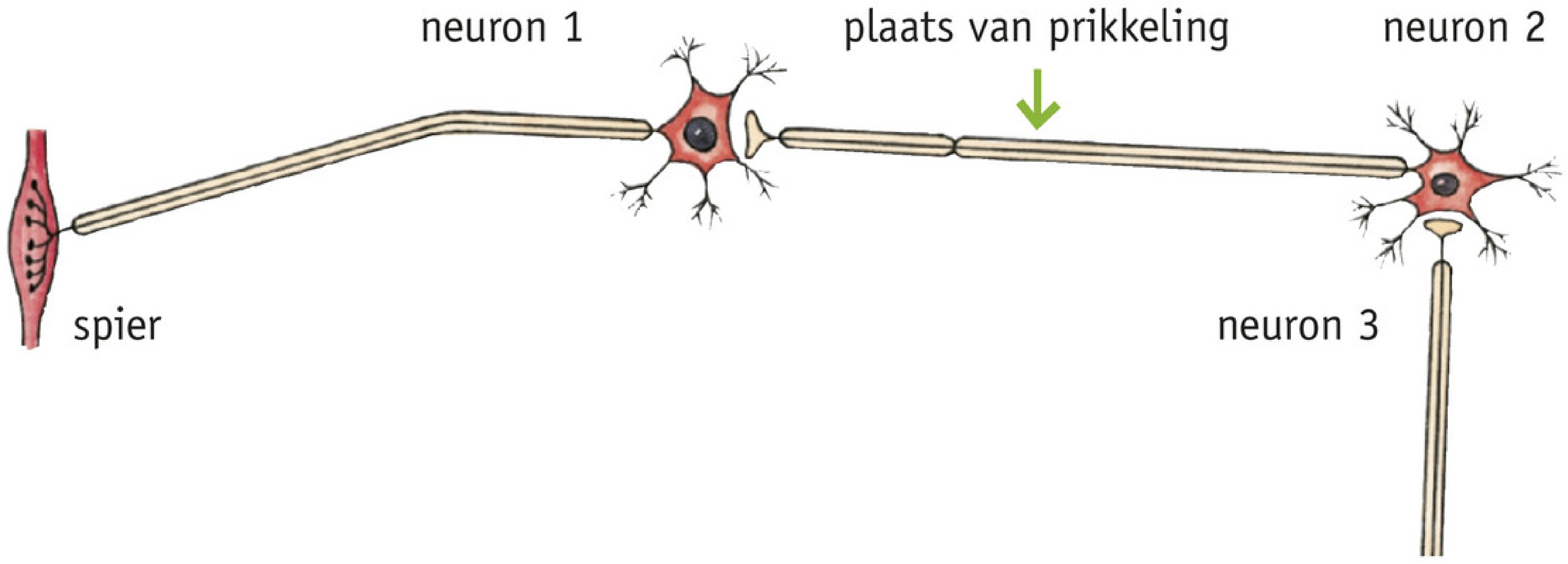
De IPSP's kunnen het effect van de EPSP's neutraliseren. Als de som van alle EPSP's en IPSP's die in een korte tijd een neuron bereiken de drempelwaarde overschrijdt, ontstaat een actiepotentiaal in het postsynaptische neuron waardoor de impuls wordt doorgegeven.

opdrachten

43 In afbeelding 53 zijn twee neuronen geheel en één neuron gedeeltelijk getekend. Neuron 1 geleidt impulsen naar een spier. Het axon van neuron 2 wordt kunstmatig geprikkeld, waardoor een impuls ontstaat.

a Wat voor type neuron is neuron 1?
b Kan de impuls aankomen in het cellichaam van neuron 1? Leg je antwoord uit.
c Kan de impuls aankomen in het cellichaam van neuron 2? Leg je antwoord uit.
d Kan de impuls aankomen in het cellichaam van neuron 3? Leg je antwoord uit.

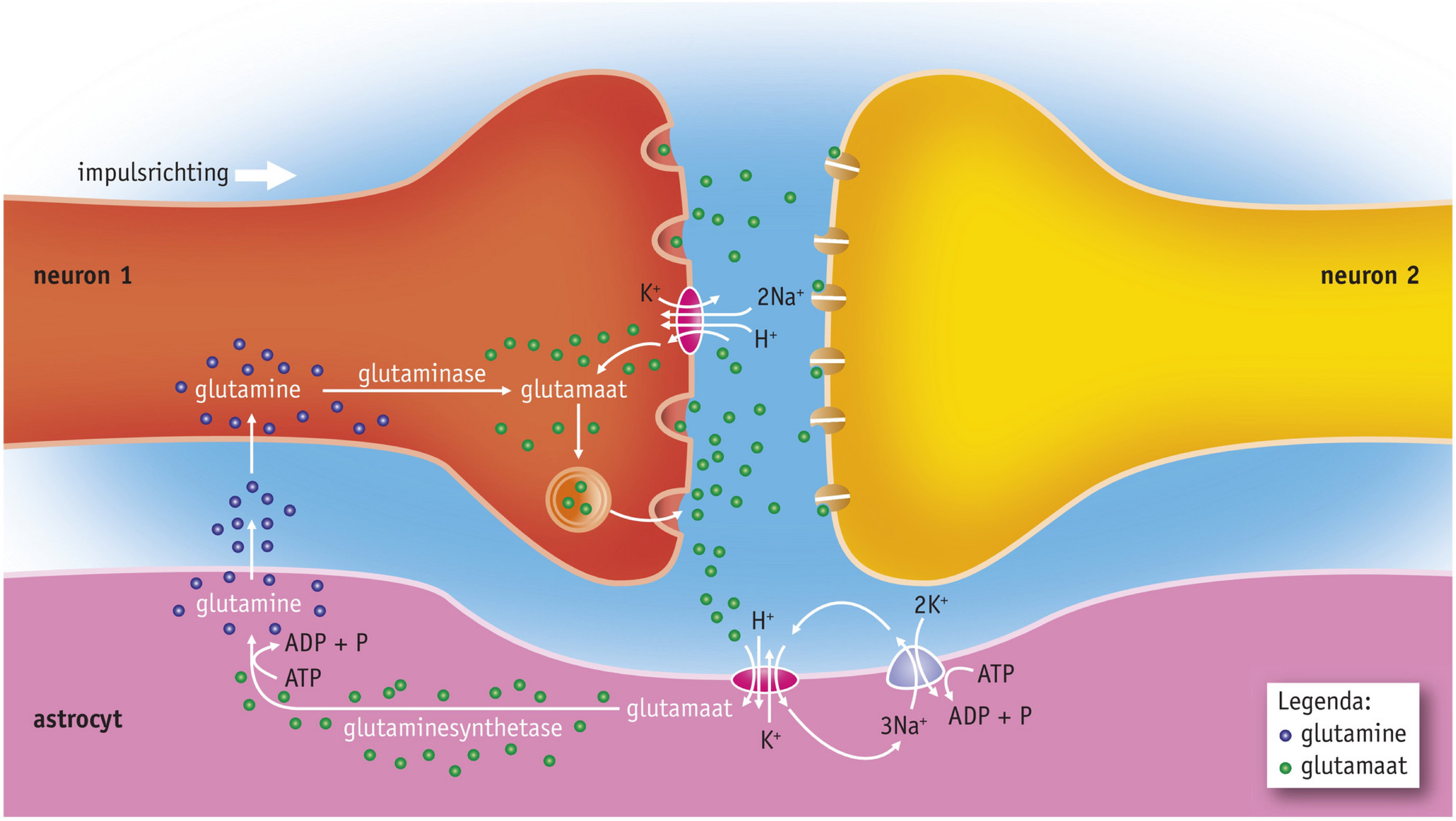
▶ **Afb. 53** Neuronen.



44 Op het postsynaptische membraan van een neuron ontstaan tegelijkertijd EPSP's en IPSP's.
Worden de EPSP's hierdoor effectiever of minder effectief? Leg je antwoord uit.

45 In afbeelding 54 zijn twee neuronen en een astrocyt schematisch getekend. Astrocyten zijn gliacellen met vertakkingen die een soort omhulsel om synapsen vormen. Ze handhaven de homeostase van het externe milieu van neuronen. Neuron 1 geeft glutamaat af in de synaptische spleet.

▼ **Afb. 54** Het vervoer en de omzetting van glutamaat in en rond een synaps.



Glutamaat is een exciterende neurotransmitter in de hersenen en het ruggenmerg die kan worden gevormd uit glutamine. Glutamine wordt onder andere gemaakt door astrocyten.

a Is het deel van neuron 2 dat je in de afbeelding ziet het uiteinde van een axon of van een dendriet?

b Waar in de afbeelding bevinden zich de ionkanalen die zorgen voor de impulsgeleiding?

c Waardoor openen of sluiten deze ionkanalen?

d Wanneer de voorste dominosteen in een rij rechtopstaande dominostenen omvalt tegen de volgende steen, ontstaat een kettingreactie.
In welk opzicht komt de impulsgeleiding langs een axon overeen met dit domino-effect?

e Waar in de afbeelding bevinden zich de ionkanalen die zorgen voor de impulsoverdracht?

f Waardoor openen of sluiten deze ionkanalen?

g Op welke twee manieren maakt de astrocyt de impulsoverdracht van neuron 1 naar neuron 2 mogelijk?

NEUROTRANSMITTERS

Er zijn meer dan vijftig verschillende stoffen die functioneren als neurotransmitter. Vooral in de hersenen komen veel verschillende neurotransmitters voor. Receptoreiwitten kunnen het ionentransport door het celmembraan op een directe manier beïnvloeden, door ionkanalen te openen of te sluiten. Er zijn ook receptoreiwitten die indirect werken, namelijk via second messengers. Voorbeelden zijn noradrenaline, dopamine, serotonine en histamine. De second messenger veroorzaakt direct of indirect via een cascade een verandering in de permeabiliteit van het celmembraan voor ionen. Doordat deze neurotransmitters indirect werken, vindt de impulsoverdracht trager plaats en houdt deze langer aan. Deze neurotransmitters spelen een rol bij onder andere het ontstaan van gevoelens en bij de slaap.
Stoffen zoals geneesmiddelen, genotmiddelen en drugs beïnvloeden de impulsoverdracht. De aanmaak of de afgifte van neurotransmitters in het uiteinde van een axon wordt door deze stoffen gestimuleerd of geremd. Sommige stoffen zorgen ervoor dat neurotransmitters langer aanwezig blijven in de synaptische spleet doordat de neurotransmitters niet worden afgebroken of niet terug worden opgenomen in het axon. Er zijn ook stoffen die een neurotransmitter imiteren door te binden aan hetzelfde receptoreiwit. Afhankelijk van de werking van een stof kan de impulsoverdracht worden geremd of gestimuleerd. Het effect hangt af van het type neurotransmitter dat wordt beïnvloed, van de gebieden in de hersenen waar deze neurotransmitter voorkomt en de functie die een hersengebied vervult.

opdracht

46 Door alcohol worden mensen vaak wat meer ontspannen en vrolijker.

a Welke invloed heeft alcohol op de impulsoverdracht in de synapsen van bepaalde hersengebieden? Leg je antwoord uit.

b Nicotine in tabak stimuleert de impulsoverdracht in bepaalde synapsen door de werking van de neurotransmitter acetylcholine na te bootsen.
Werkt acetylcholine in deze synapsen exciterend of inhiberend? Leg je antwoord uit.

CONTEXT Leefwereld

Honing en straatvuil

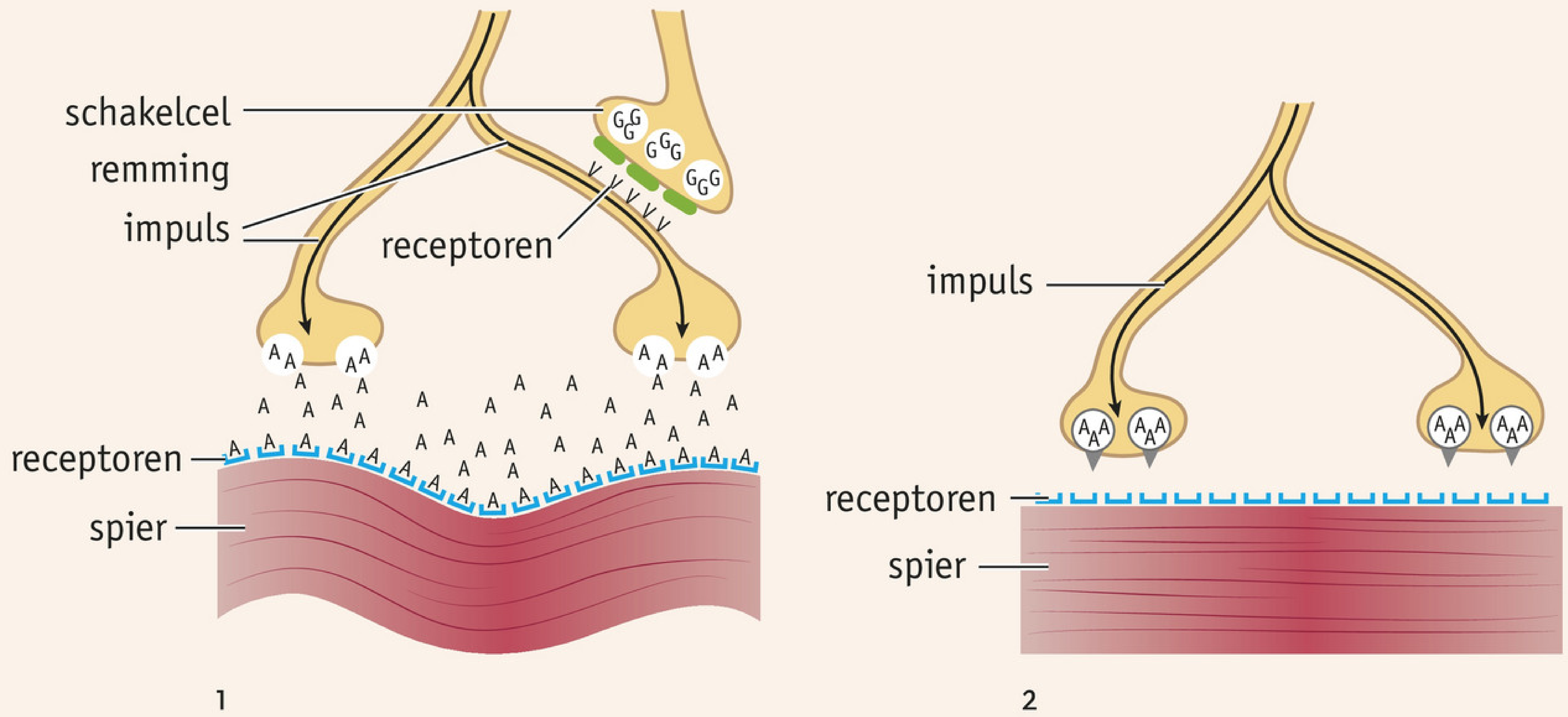
Een beetje honing op een speen lijkt een goede methode om een huilende baby rustig te krijgen. Maar voor baby's kan dit levensgevaarlijk zijn. De honing kan namelijk besmet zijn met de bacterie *Clostridium botulinum*. In het darmkanaal van baby's kunnen de bacteriën zich vermenigvuldigen en de gifstof botuline gaan produceren. Botuline is een neurotoxine: een stof die de werking van het zenuwstelsel kan beïnvloeden. Botuline hecht aan het presynaptische membraan van motorische neuronen en voorkomt dat blaasjes met de neurotransmitter acetylcholine versmelten met het celmembraan. Hierdoor komt geen acetylcholine vrij in de synaptische spleet en wordt er geen impuls overgebracht op een spier.
Clostridium tetani komt voor in aarde en straatvuil. Wanneer je valt en een wond hebt, kan de bacterie in je lichaam terechtkomen. De bacterie produceert het neurotoxine tetanustoxine. Normaal gesproken remt glycine uit schakelneuronen de afgifte van blaasjes met acetylcholine waardoor een spier die is samengetrokken, kan ontspannen. Tetanustoxine blokkeert het vrijkomen van de neurotransmitter glycine uit een schakelneuron. Hierdoor blijft het uiteinde van een axon van een motorisch neuron acetylcholine afgeven in de synaptische spleet en blijft een spier samengetrokken.

opdracht

47 Afbeelding 55 laat zien hoe tetanustoxine en botuline de afgifte van de neurotransmitter acetylcholine kunnen beïnvloeden.

- **a** Welke afbeelding geeft de werking van het neurotoxine botuline weer? Leg je antwoord uit.
- **b** Botox is een verdunning van botuline. Het wordt onder andere gebruikt om rimpelvorming in het gezicht te voorkomen. Rimpels kunnen ontstaan doordat iemand vaak bepaalde gelaatsspieren gebruikt, bijvoorbeeld bij fronsen.
 Hoe kan het gebruik van botox rimpelvorming in het gezicht voorkomen?
- **c** Curare is een verzamelnaam voor neurotoxinen die afkomstig zijn van planten en binden aan de receptoreiwitten voor acetylcholine.
 Tetanus kan worden behandeld met curare. Leg dit uit.
- **d** Een patiënt met tetanus die curare krijgt toegediend, wordt beademd.
 Leg dit uit.

▶ **Afb. 55** De werking van neurotoxinen.



Leerdoelen
- Je kunt de bouw en werking van spieren beschrijven.
- Je kunt de effecten van training en dopinggebruik uitleggen.
- Je kunt de uitvoering van een onderzoek en de conclusies evalueren.

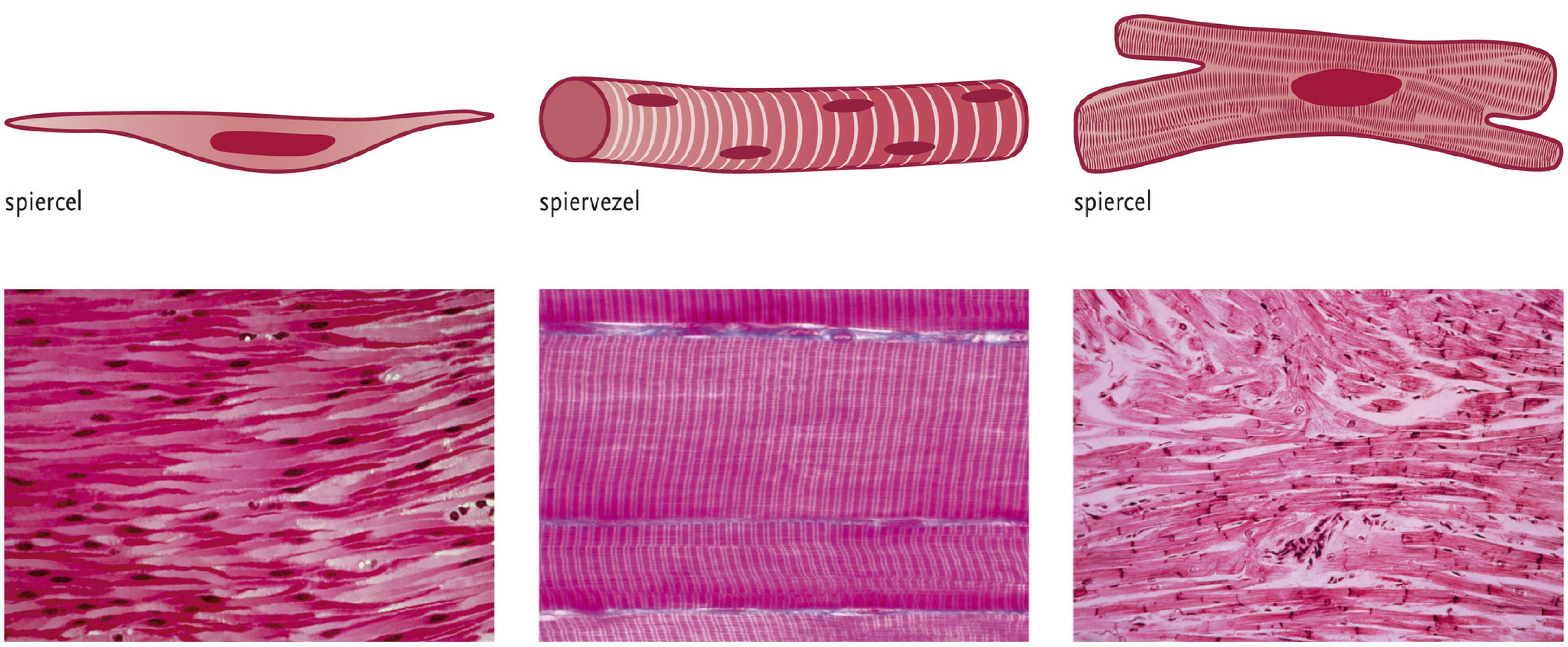
6 Spieren en beweging

Veel organismen kunnen bewegen van de ene naar de andere plaats door bijvoorbeeld te lopen, rennen, kruipen, springen, hippen, vliegen of zwemmen. Hoe brengen zij hun skelet met behulp van spieren in beweging?

TYPEN SPIERWEEFSEL

Als impulsen van motorische neuronen aankomen bij een spier, kunnen ze een contractie (samentrekking) van de spier veroorzaken en daardoor een beweging tot stand brengen. Spieren spelen bovendien een rol bij de lichaamshouding en bij de warmteproductie in het lichaam.
Bij de mens komen drie typen spierweefsel voor: glad spierweefsel, dwarsgestreept spierweefsel en hartspierweefsel.
Glad spierweefsel bestaat uit langwerpige spiercellen, elk met een celkern (zie afbeelding 56.1). Het komt voor in de huid en in de wand van buisvormige of holle organen zoals het darmkanaal, de vertakkingen in de longen, de iris en de bloedvaten. Glad spierweefsel wordt geïnnerveerd door het autonome zenuwstelsel. Ook hormonen (bijvoorbeeld adrenaline) kunnen contractie veroorzaken. De contractie van glad spierweefsel verloopt trager dan van dwarsgestreept spierweefsel, maar de spiercellen van glad spierweefsel raken niet snel vermoeid.
Dwarsgestreept spierweefsel bestaat uit **spiervezels** die zijn ontstaan door versmelting van vele spiercellen (zie afbeelding 56.2). Een spiervezel bevat daardoor veel celkernen. Met een microscoop zijn bij deze spiervezels dwarse strepen te zien. De meeste dwarsgestreepte spieren zitten vast aan delen van het skelet (skeletspieren). Sommige dwarsgestreepte spieren zitten met één of beide uiteinden vast aan de huid, zoals de gelaatspieren. Dwarsgestreept spierweefsel wordt geïnnerveerd door het animale zenuwstelsel en de contractie verloopt snel. De spiervezels raken snel vermoeid.
Hartspierweefsel vertoont onder de microscoop ook dwarse strepen. De spiercellen vormen vertakkingen (zie afbeelding 56.3). Hartspierweefsel wordt geïnnerveerd door het autonome zenuwstelsel.

▼ **Afb. 56** Spierweefsel.



1 glad spierweefsel
2 dwarsgestreept spierweefsel
3 hartspierweefsel

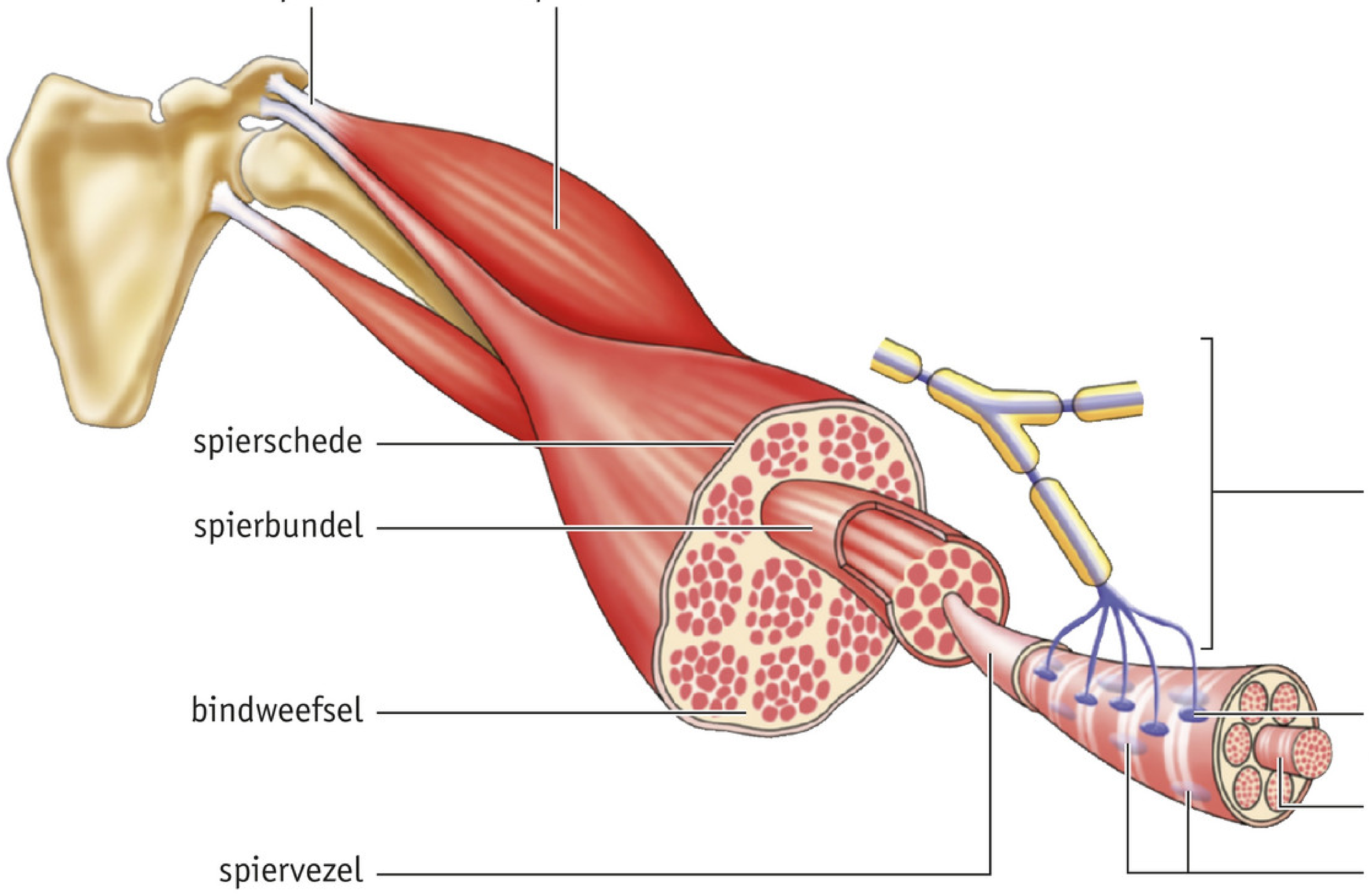
opdrachten

48 Je kunt glad en dwarsgestreept spierweefsel onderscheiden. Maak een tabel met twee kolommen. Noteer boven de ene kolom 'Bevat glad spierweefsel' en boven de andere kolom 'Bevat dwarsgestreept spierweefsel'. Vul de tabel in. Kies uit: *aorta – armbuigspier – baarmoeder – blaas – buikspieren – dijspier – eileiders – kauwspieren – kuitspier – urinewegen – zaadleiders*.

49 Bij de ziekte ALS (amyotrofische laterale sclerose) sterven motorische neuronen in het ruggenmerg, de hersenstam en de bewegingscentra af, waardoor spieren die bewuste reacties en reflexen maken geen impulsen meer ontvangen. Hierdoor worden de spieren dunner en treedt er krachtverlies op (spieratrofie) wat uiteindelijk leidt tot verlamming. Waardoor wordt het spierweefsel van het hart, de blaas en de darmen bij ALS niet aangetast?

PRACTICUMOPDRACHT 4

Afb. 57 De bouw van een skeletspier.



Afb. 58 Spiervezels met motorische eindplaatjes.



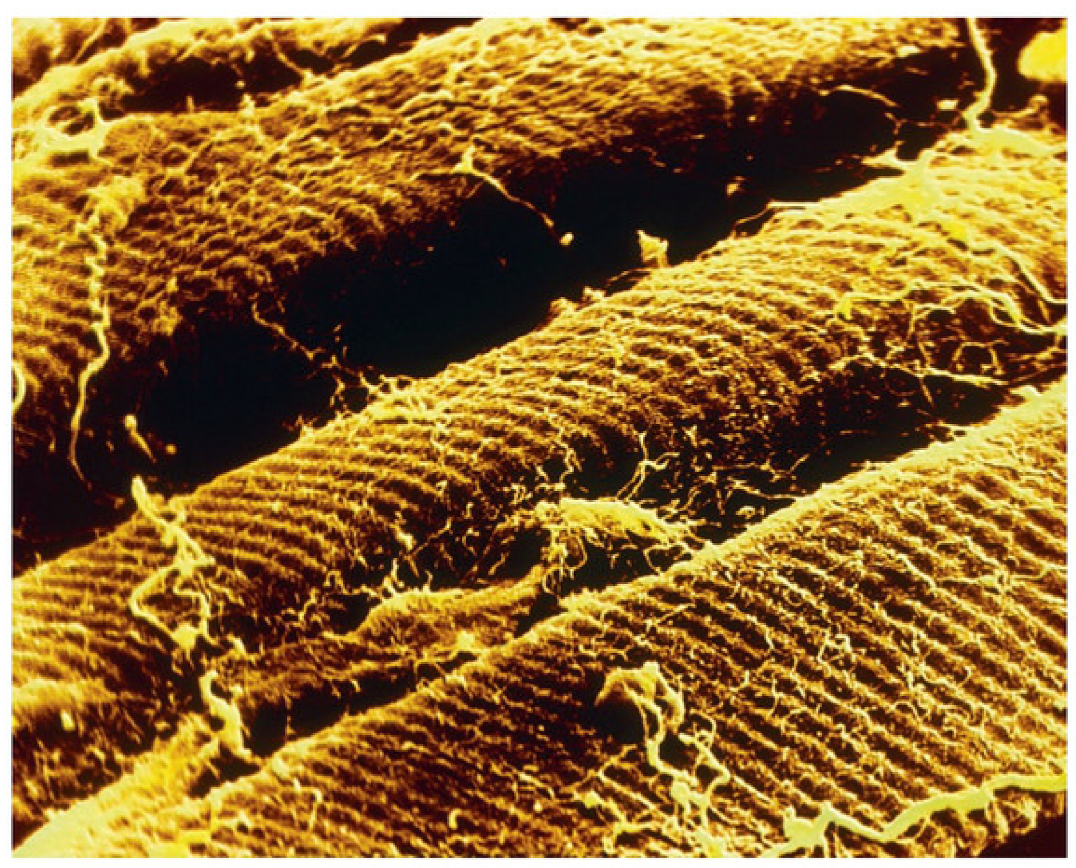
SKELETSPIEREN

In afbeelding 57 is de bouw van een skeletspier schematisch getekend. Een skeletspier is omgeven door een **spierschede** van bindweefsel. Aan de uiteinden van de spier gaat het bindweefsel van de spierschede over in het bindweefsel van **pezen**. Skeletspieren zijn met pezen bevestigd aan delen van het skelet.

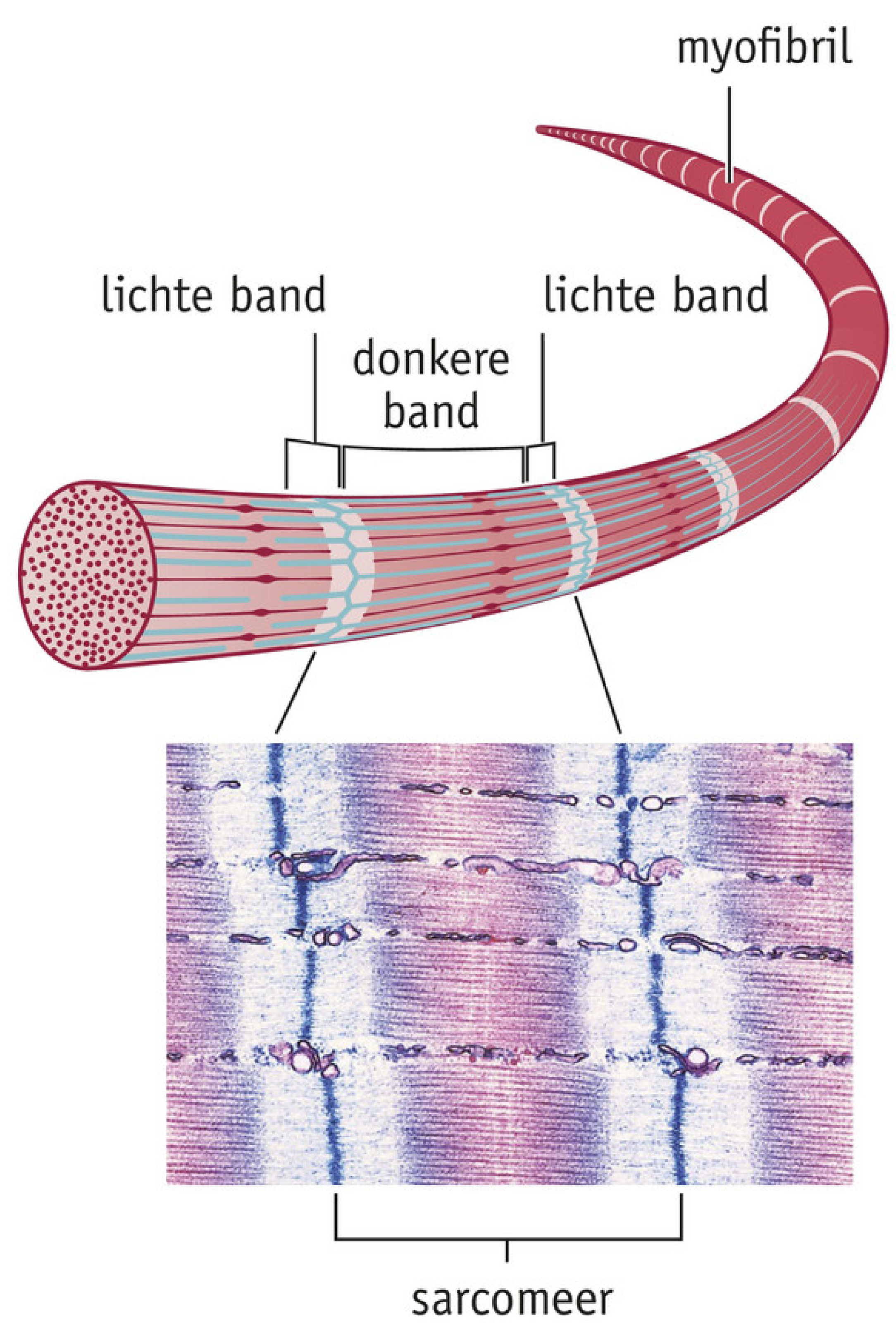
Een skeletspier bestaat uit enkele **spierbundels** die elk ook weer zijn omgeven door een laag bindweefsel. Een spierbundel bestaat uit een aantal spiervezels. Op de spiervezels bevinden zich **motorische eindplaatjes** (zie afbeelding 58). Dat zijn de uiteinden van de vertakkingen van een axon van een motorisch neuron. De fijne vertakkingen lopen naar de motorische eindplaatjes op verschillende spiervezels. De meeste spiervezels hebben één motorisch eindplaatje. De motorische eindplaatjes zorgen voor de impulsoverdracht naar een spiervezel. Eén motorisch neuron vormt samen met alle spiervezels die via motorische eindplaatjes in verbinding staan met dit neuron, een **motorische eenheid**.

Met een elektronenmicroscoop is in een spiervezel een groot aantal **myofibrillen** (**spierfibrillen**) zichtbaar (zie afbeelding 59.1). Tussen de myofibrillen bevinden zich veel mitochondriën en glycogeenkorrels. Elke myofibril bestaat uit een groot aantal eiwitdraden die je **filamenten** noemt. De dunne filamenten bestaan uit het eiwit **actine** en de dikke filamenten bestaan uit het eiwit **myosine**. De actine- en myosinefilamenten liggen in een regelmatig patroon gerangschikt in **sarcomeren**. Hierdoor is in een spiervezel onder de microscoop een dwarse streping zichtbaar van lichte en donkere banden (zie afbeelding 59.2).

▶ **Afb. 59** Myofibrillen.



1 EM-foto (vergroting 35 000×)



2 sarcomeer

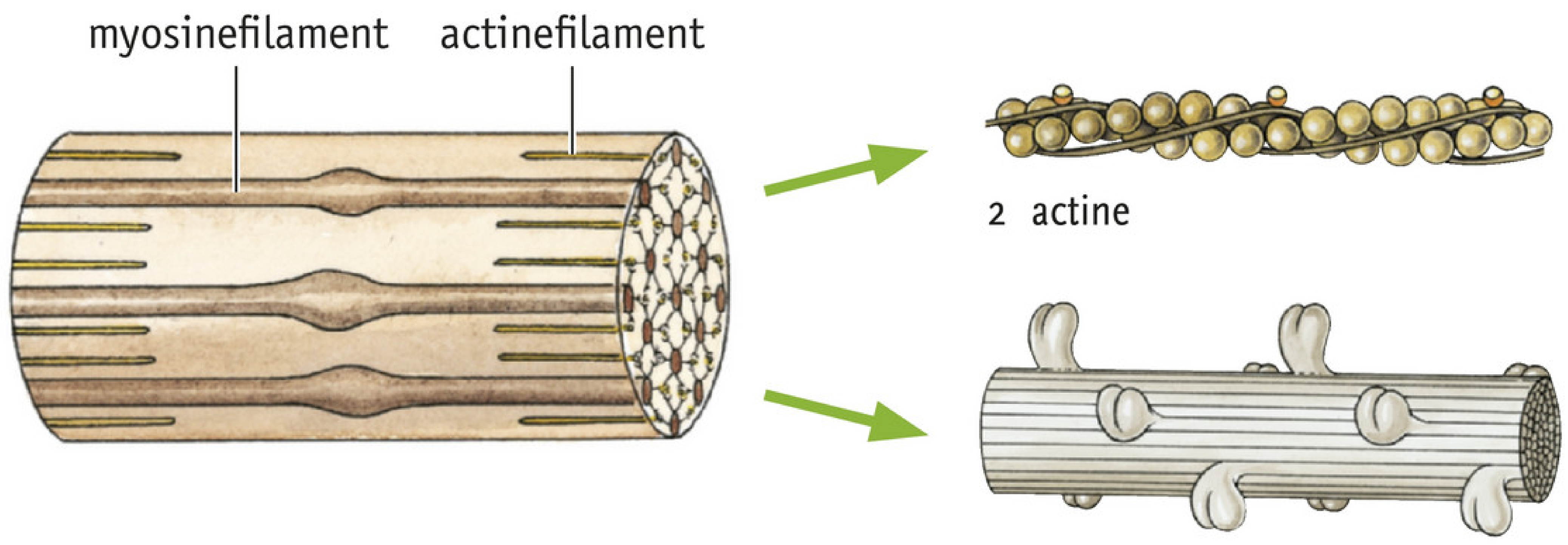
ACETYLCHOLINE

In een motorisch eindplaatje komt onder invloed van impulsen de neurotransmitter acetylcholine uit de synaptische blaasjes vrij. Dit gebeurt tegelijkertijd in alle motorische eindplaatjes van een motorische eenheid. Acetylcholine bindt aan de receptoreiwitten van ionkanalen in het postsynaptische membraan. Wanneer hierdoor een EPSP ontstaat, veroorzaakt dit contractie van de aangesloten spiervezels. De contractie van een motorische eenheid verloopt volgens het alles-of-nietsprincipe, zoals bij het ontstaan van een impuls in een neuron. Wanneer de prikkeldrempel wordt overschreden, trekken alle spiervezels van de motorische eenheid gelijktijdig samen. Deze contractie is altijd maximaal. Afhankelijk van het aantal motorische eenheden dat tegelijkertijd samentrekt, kan de contractie van een spier krachtig of minder krachtig zijn.
Naar elke spier loopt een groot aantal motorische neuronen. Deze geleiden hun impulsen niet gelijktijdig. Daardoor trekken sommige motorische eenheden samen, terwijl andere juist ontspannen. Dit voorkomt een snelle vermoeidheid van de spier.

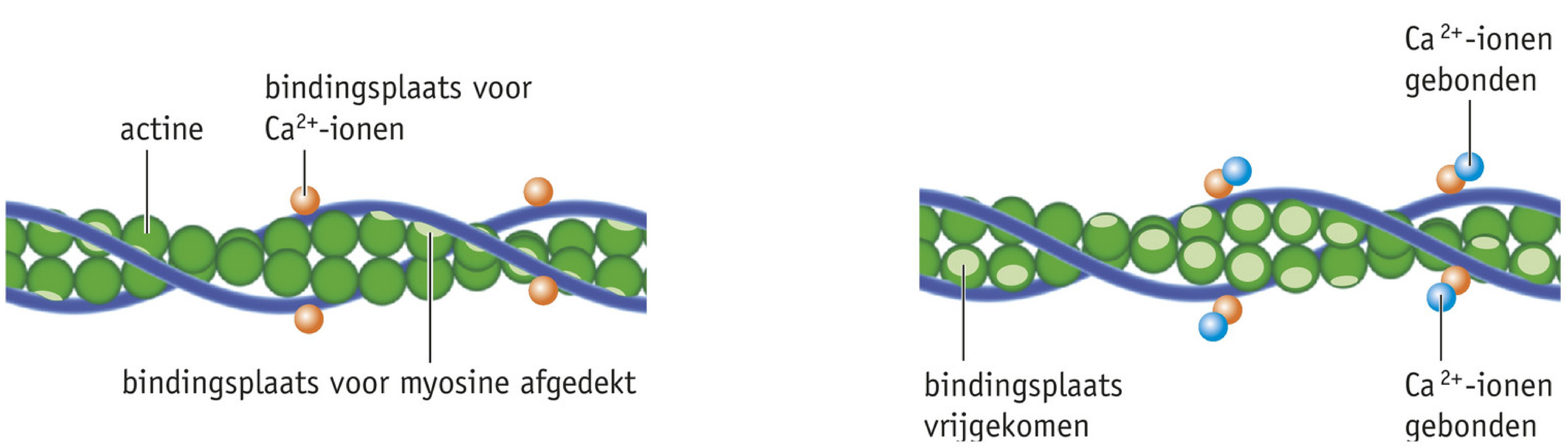
CONTRACTIE

Myosinefilamenten zijn opgebouwd uit parallel lopende myosinemoleculen met een gebogen kop aan het eind (zie afbeelding 60.3). In een ontspannen spier overlappen de actine- en myosinefilamenten in de sarcomeren elkaar nauwelijks. Direct na overdracht van een impuls verandert de permeabiliteit van het celmembraan van de spiervezel. Hierdoor diffunderen Ca^{2+}-ionen de myofibrillen in en binden aan bepaalde eiwitten op de actinefilamenten. Zo komen bindingsplaatsen vrij waaraan de koppen van myosinemoleculen kunnen binden (zie afbeelding 61.1 en 61.2). De gebogen koppen van de myosinemoleculen binden aan een ATP-molecuul dat zich splitst in ADP en P. Met behulp van de energie die hierbij vrijkomt, strekken de koppen zich en binden aan een actine-bindingsplaats. Als ADP en P loslaten, springt het myosinemolecuul terug in de oorspronkelijke gebogen stand en trekt hierbij het actinefilament mee. Daardoor bewegen de uiteinden van het sarcomeer naar elkaar toe (zie afbeelding 61.3 en 61.4). Hierdoor wordt de spiervezel korter.

▶ **Afb. 60** Myofibrillen.

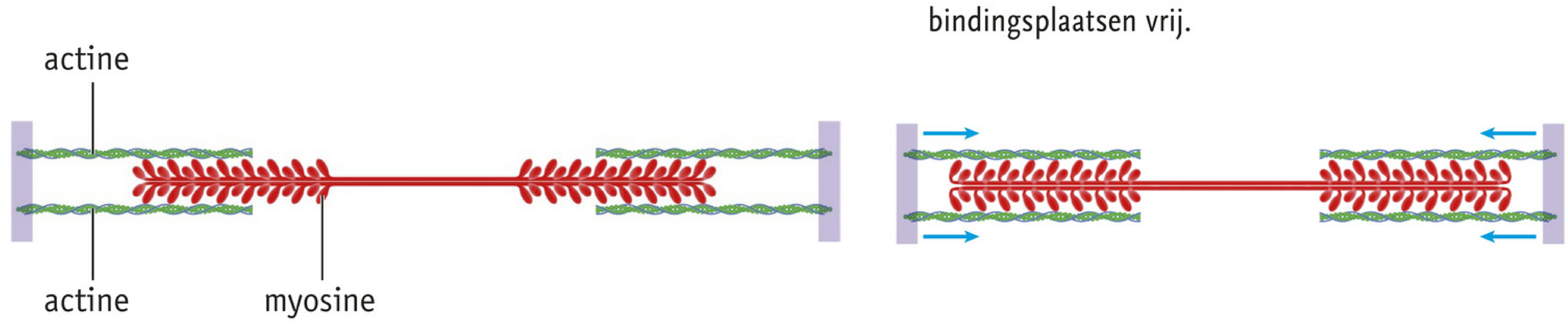


▼ **Afb. 61** Contractie.



1 Actinefilament in rusttoestand.

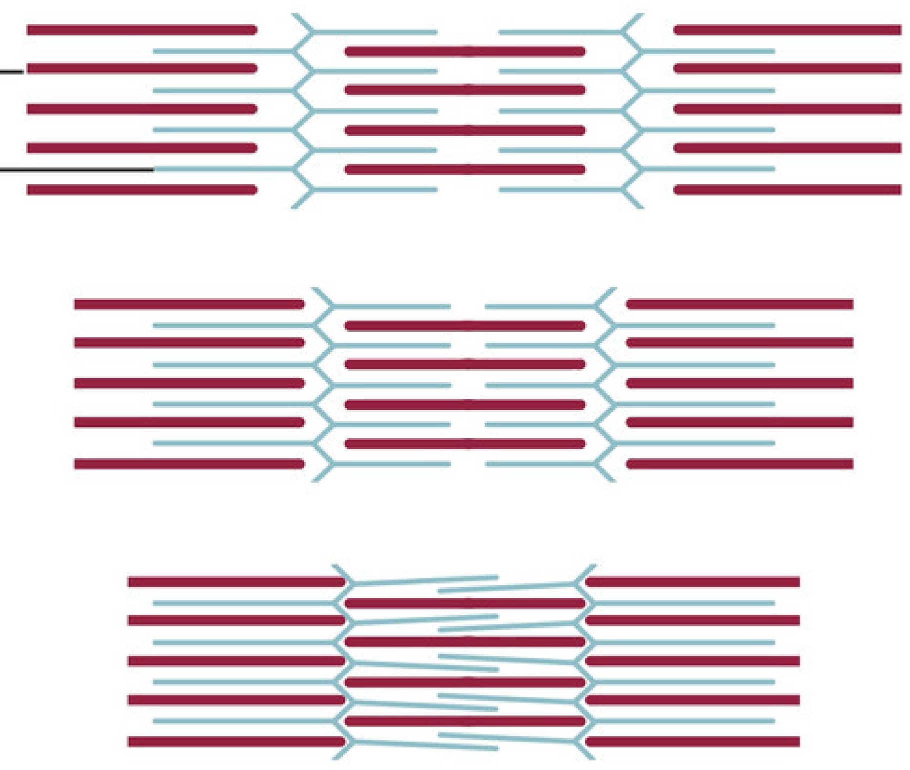
2 Door de binding van Ca^{2+}-ionen komen bindingsplaatsen vrij.



3 De 'koppen' van de myosinemoleculen binden aan de vrijgekomen bindingsplaatsen.

4 De uiteinden van het sarcomeer worden naar elkaar toe getrokken.

De lichte banden van de dwarse streping worden dan smaller. De donkere banden blijven even breed (zie afbeelding 62). Als de bindingen tussen de koppen van de myosinemoleculen en de actinefilamenten worden verbroken, ontspannen de spiervezels weer. Na elke contractie is er in een motorische eenheid een periode van herstel. In deze periode worden afvalstoffen afgevoerd, zuurstof aangevoerd en de voorraad ATP aangevuld.



▶ **Afb. 62** Het korter worden van een sarcomeer (schematisch).

Als een skeletspier samentrekt, vindt er in de spiervezels veel verbranding van glucose plaats. Hierbij is zuurstof nodig en wordt ATP gevormd. In de spiervezels is een beperkte hoeveelheid glucose en zuurstof aanwezig. Deze hoeveelheid is snel verbruikt.
In een skeletspier komt het eiwit **myoglobine** voor, dat zuurstof bindt. Deze zuurstof dient als reservevoorraad. Als het bloed onvoldoende glucose en zuurstof aanvoert, wordt aan myoglobine zuurstof onttrokken. Ook wordt in de spiervezels glycogeen omgezet in glucose. In de spiervezels kan dan nog steeds verbranding van glucose plaatsvinden.
Wanneer ook myoglobine onvoldoende zuurstof kan leveren, vindt er afbraak van glucose zonder zuurstof plaats. Het melkzuur dat hierbij ontstaat, veroorzaakt een daling van de pH in de spier (**verzuring**). Hierdoor wordt extra zuurstof onttrokken aan bloed en myoglobine. Door de verzuring ontstaat een vermoeid gevoel in de spier. Wanneer bloed en myoglobine niet voldoende zuurstof meer kunnen leveren, wordt melkzuur niet meer omgezet. Het melkzuur veroorzaakt dan spierpijn.
Bij een spier die niet krachtig samentrekt, duurt de herstelperiode in de motorische eenheden relatief lang. De spier kan dan lang samengetrokken blijven voordat ze vermoeid raakt.

opdrachten

50 Met een microscoop is te zien dat een dwarsgestreepte spiervezel bestaat uit afwisselend donkere en lichte banden.

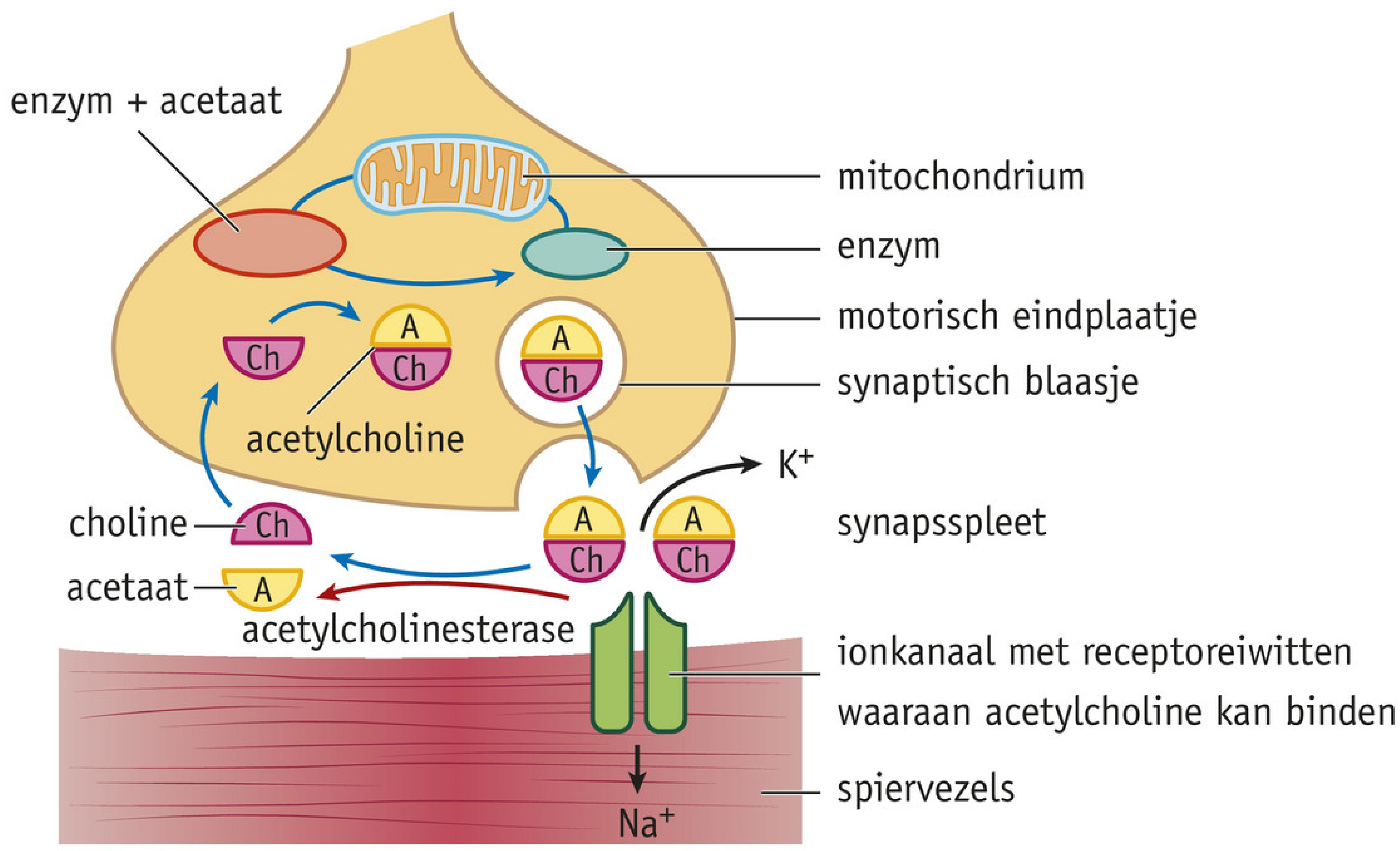
- **a** Bevinden zich in de lichte banden actine- of myosinefilamenten? En in de donkere banden?
- **b** Wat is de functie van de glycogeenkorrels tussen de spierfibrillen?
- **c** De ziekte van Leigh is een aandoening waarbij de mitochondriën niet goed functioneren. De eerste symptomen van de ziekte zijn een slechte motorische ontwikkeling en stijve spieren.
 Waardoor functioneren bij een patiënt met de ziekte van Leigh de spieren niet goed?
- **d** Het aantal spiervezels dat deel uitmaakt van één motorische eenheid is per spier verschillend. Dit hangt samen met de nauwkeurigheid van de bewegingen van de spier.
 Is het aantal spiervezels in één motorische eenheid in een oogspier groter of kleiner dan in één motorische eenheid in de biceps? Leg je antwoord uit.

51 Door het vrijkomen van acetylcholine in de synaptische spleet ontstaat een depolarisatie in het postsynaptisch membraan.

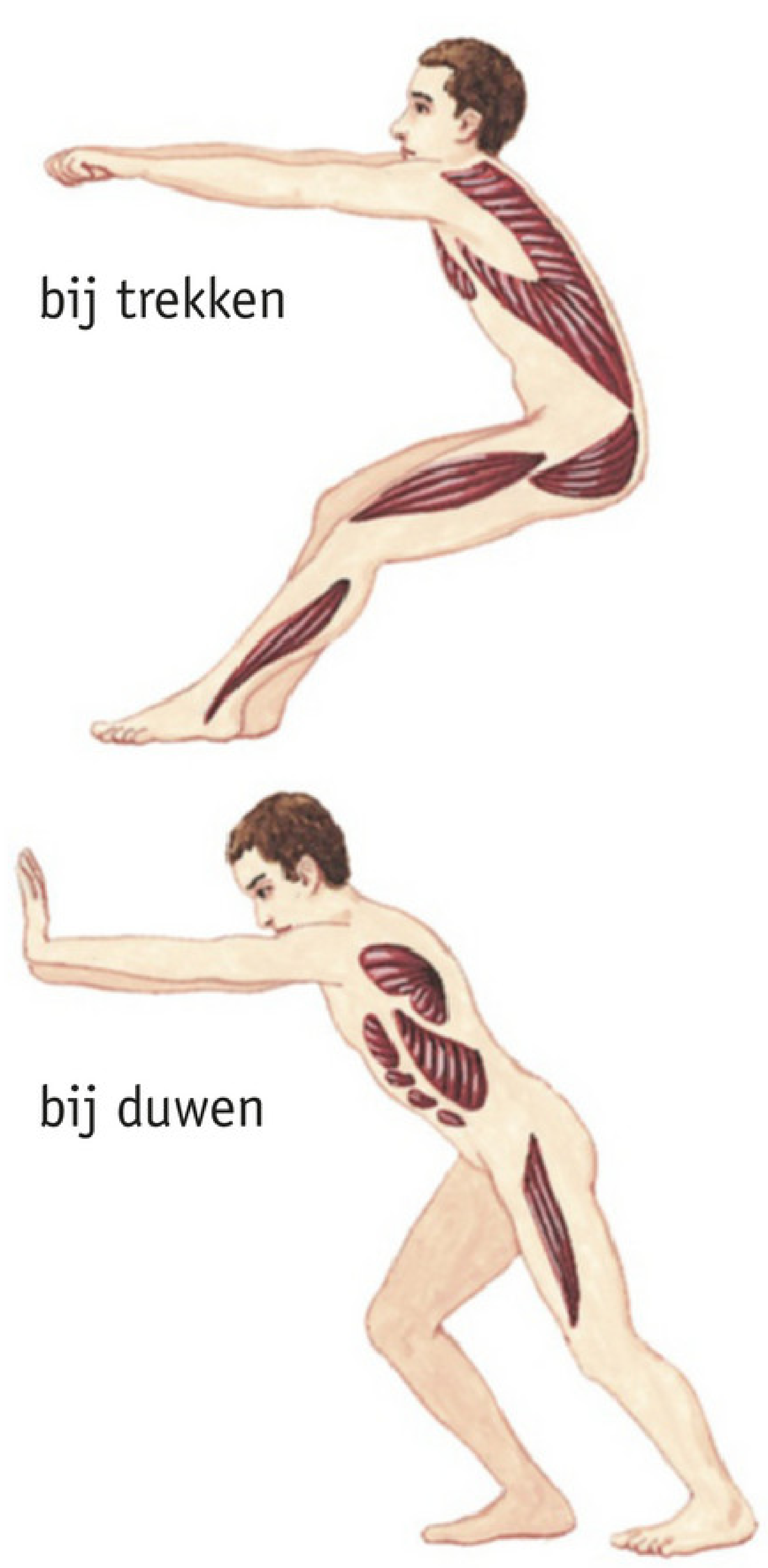
a Welk ionentransport veroorzaakt de depolarisatie van het membraan van de postsynaptische cel?

b Acetylcholine is 1 ms na het vrijkomen alweer verdwenen uit de synaptische spleet. Onder invloed van het enzym cholinesterase wordt acetylcholine afgebroken tot azijnzuur en choline. Het acetaat wordt opgenomen door het bloed. De choline wordt opgenomen door de axonuiteinden en daar weer omgezet in acetylcholine. Acethylcholine wordt vervolgens opgenomen in de synaptische blaasjes (zie afbeelding 63).
Sarin is een gevaarlijk zenuwgas dat onomkeerbaar bindt aan cholinesterase.
Leg uit dat hierdoor bij een slachtoffer onder andere spierkrampen ontstaan die tot de verstikkingsdood kunnen leiden.

▶ **Afb. 63** De vorming en werking van acetylcholine.



▼ **Afb. 64** De werking van spieren bij een lichaamshouding.

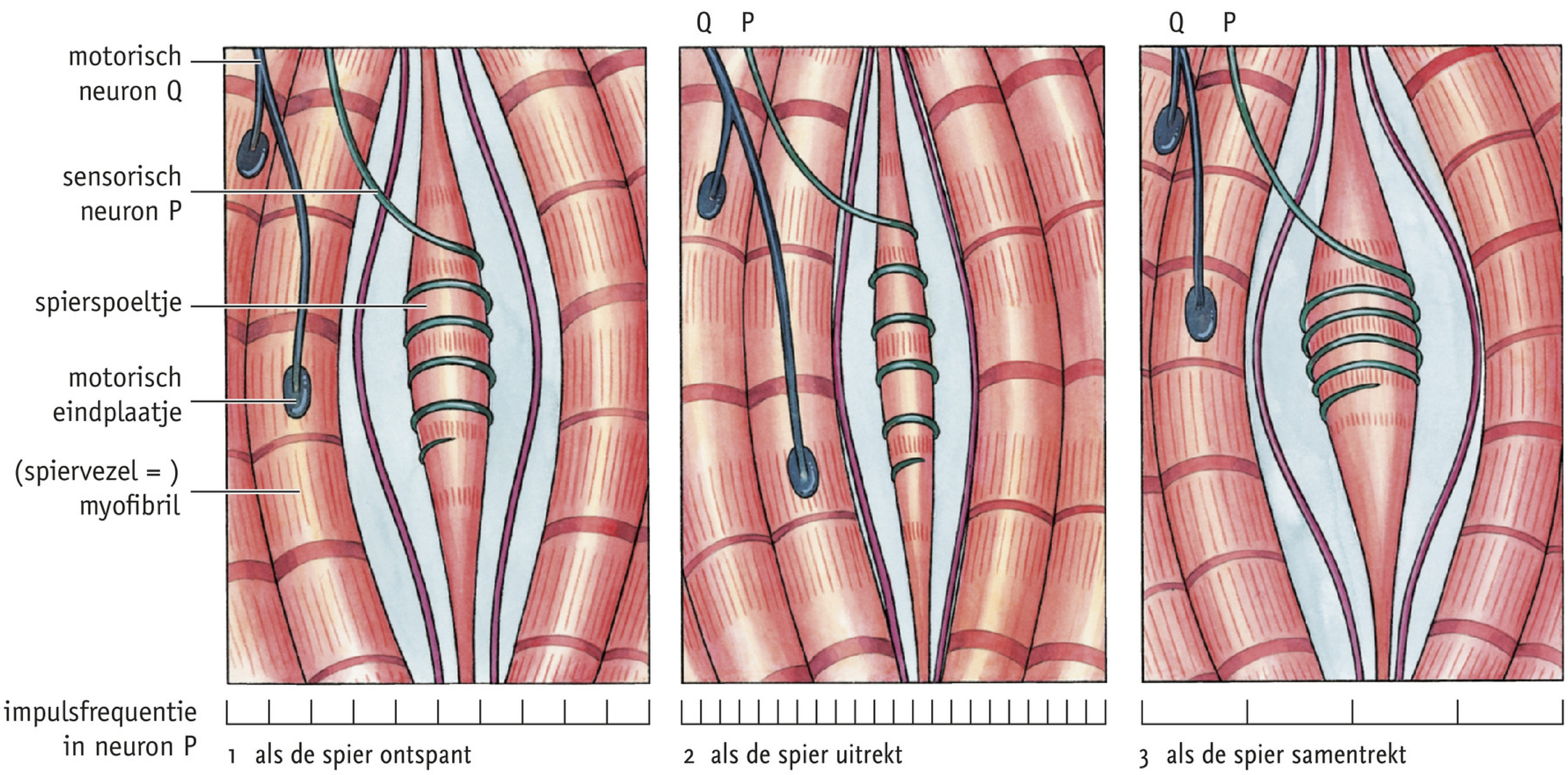


HOUDING EN BEWEGING

Bij elke lichaamshouding zijn veel spieren betrokken (zie afbeelding 64). Ook bij het maken van een beweging zijn meestal meerdere spieren betrokken. In een normale, ontspannen toestand is een skeletspier niet maximaal ontspannen.
Elk motorisch neuron geleidt zo nu en dan een impuls waardoor de aangesloten motorische eenheid samentrekt. Maar het aantal motorische eenheden dat tegelijkertijd samentrekt, is te klein om een beweging te veroorzaken. De spier oefent daardoor een lichte kracht uit op de aanhechtingsplaatsen van de pezen. Deze kracht noem je de **spiertonus** (**spierspanning**). De spiertonus speelt een belangrijke rol bij de handhaving van de lichaamshouding, zoals bij zitten of staan. Ook reflexen kunnen een rol spelen bij de handhaving van de lichaamshouding. Wanneer je rechtop staat, wordt het evenwicht gehandhaafd door middel van reflexen. Zodra je iets naar voren helt, trekken de kuitspieren in een reflex samen. Daardoor wordt het naar voren hellen van het lichaam direct gecorrigeerd, zonder dat je je daarvan bewust bent.

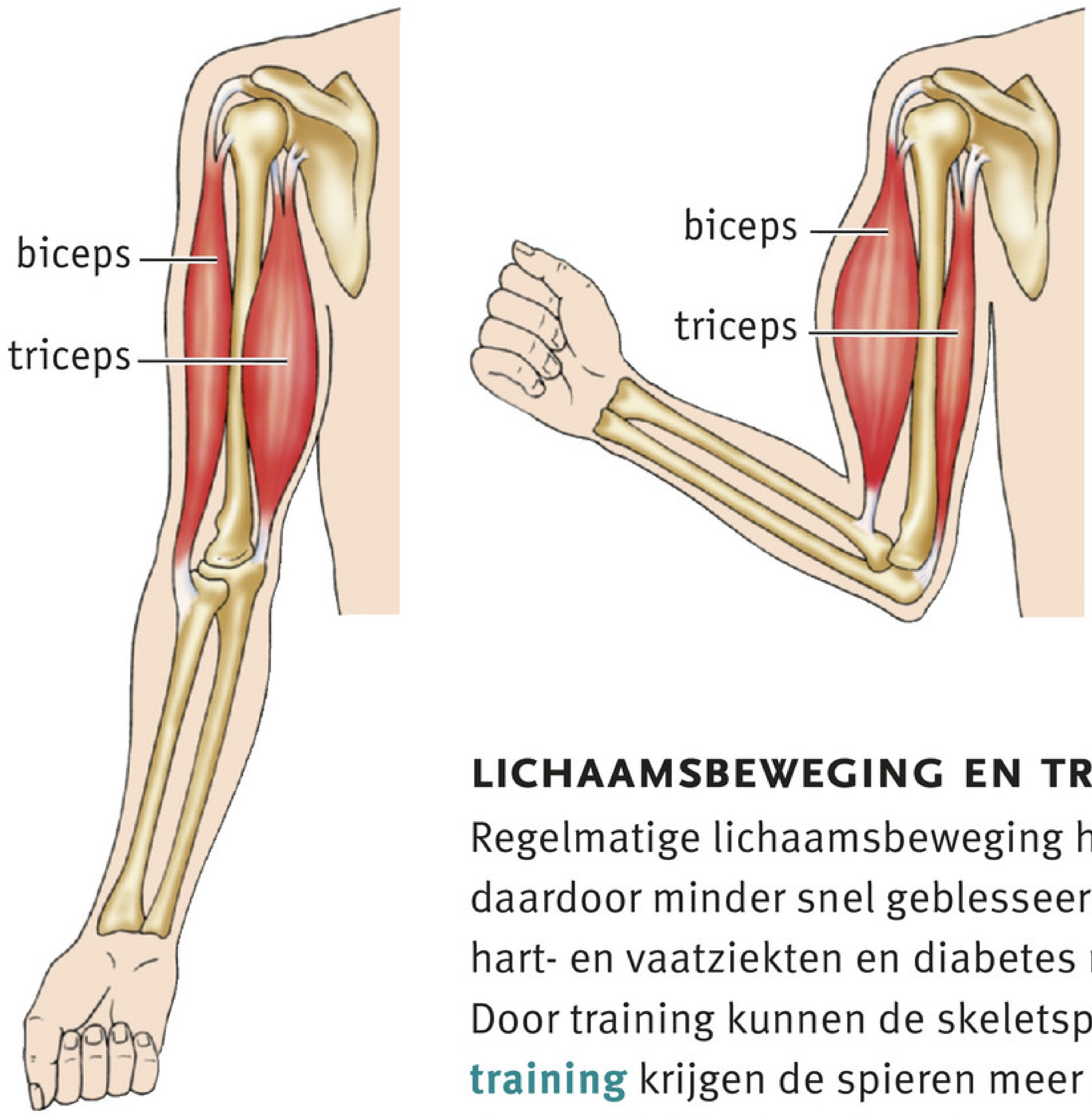
Reflexen ontstaan doordat bij uitrekking van een spier de **spierspoeltjes**, die zich tussen de spiervezels bevinden, worden geprikkeld. In een spierspoeltje bevinden zich gespecialiseerde spiervezels. Het uiteinde van de uitloper van een sensorisch neuron is als een spiraal rondom een spiervezel gewonden (zie afbeelding 65.1). De uiteinden van een spierspoeltje kunnen samentrekken. Het middendeel is alleen uitrekbaar. Wanneer een spier rekt, rekt een spierspoeltje mee. De informatie hierover wordt via het sensorisch neuron doorgegeven aan het centrale zenuwstelsel.
Het centrale zenuwstelsel geleidt vervolgens via een motorisch neuron een impuls naar de spiervezels waardoor die samentrekken en de rek op het spierspoeltje wordt opgeheven. Tegelijkertijd gaat een andere impuls naar de spiervezels in het spierspoeltje. De spiervezels trekken samen en het spierspoeltje wordt weer op spanning gebracht om nieuwe rek op de spier te kunnen waarnemen.
In de overgang van pees naar spier liggen **Golgi-peeslichaampjes** (**peesspoeltjes**). Ze zijn gevoelig voor verandering in de spierspanning. Peeslichaampjes kunnen via een schakelneuron in het ruggenmerg het motorisch neuron remmen dat verantwoordelijk is voor de rekreflex. De peeslichaampjes maken bewegingen vloeiender en gelijkmatiger. Ze beschermen de spieren ook tegen schade door de spiercontractie iets te dempen, of de spier juist aan te laten spannen bij een snelle verlenging van spieren.

▼ **Afb. 65** De werking van een spierspoeltje in een skeletspier (schematisch).



Een spier kan een been maar in één richting bewegen. **Antagonisten** zijn spieren waarvan de contractie een tegengesteld effect heeft, bijvoorbeeld de biceps en de triceps in de bovenarm (zie afbeelding 66). Door contractie van de biceps buigt de arm. Tegelijkertijd wordt in de triceps de spiertonus verlaagd, waardoor ontspanning (**relaxatie**) optreedt. De biceps ondervindt zo minder weerstand bij het buigen van de arm.

▼ **Afb. 66** Antagonisten in de bovenarm.



▼ **Afb. 67** Training.



1 training op kracht



2 training op uithoudingsvermogen

LICHAAMSBEWEGING EN TRAINING

Regelmatige lichaamsbeweging houdt je spieren in een goede conditie. Ze raken daardoor minder snel geblesseerd en de kans op bepaalde ziekten (bijvoorbeeld hart- en vaatziekten en diabetes mellitus) wordt kleiner.
Door training kunnen de skeletspieren betere prestaties leveren. Door **krachttraining** krijgen de spieren meer spiercellen en neemt het aantal filamenten in de myofibrillen toe. De spieren worden dan zwaarder (zie afbeelding 67.1). Bij **duurtraining** train je op uithoudingsvermogen en neemt vooral de doorbloeding van de spieren toe. De spieren worden dan niet zwaarder (zie afbeelding 67.2).
Door een training te beginnen met een **warming-up** stimuleer je de bloedsomloop. Daardoor zijn je spieren goed doorbloed. Ze zijn dan minder kwetsbaar dan koude, stijve spieren. Dit voorkomt veel blessures. Ook de stofwisselingsprocessen verlopen dan sneller. Je spieren komen gemakkelijker aan de benodigde zuurstof en glucose waardoor je minder afvalstoffen produceert en ook minder last hebt van spierpijn. Ook de impulsgeleiding neemt toe en dat bevordert je reactievermogen. Een goede warming-up duurt vijftien minuten en begint eenvoudig en rustig met bijvoorbeeld lopen. Door spierversterkende oefeningen en rekoefeningen te doen wordt de warming-up steeds intensiever.
Met een **cooling-down** zorg je ervoor dat je lichaam na het sporten weer tot rust komt en goed kan herstellen. Door rustig te lopen, huppelen of wandelen gaat je hartslag geleidelijk weer omlaag tot een normale hartslag in rust. Tijdens het sporten gaat er relatief veel bloed naar je spieren. Door een cooling-down past je bloedcirculatie zich weer aan en krijgen je andere lichaamsdelen weer meer bloed. Als je na een intensieve inspanning plotseling stopt, kun je duizelig worden doordat je bloedcirculatie dan niet rustig heeft kunnen herstellen. Je sluit een cooling-down af met rekoefeningen en een douche waarbij je warm en lauw water afwisselt. Dit bevordert de afvoer van afvalstoffen uit de spieren en voorkomt daardoor stijfheid en spierpijn.

DOPING

Sommige sporters gebruiken **doping** om hun sportieve prestaties te bevorderen. Spierversterkende middelen bevatten vaak **anabole steroïden**. De werking is vergelijkbaar met de werking van testosteron. Anabole steroïden zetten het lichaam aan om meer spierweefsel te vormen zodat de spiermassa van een sporter toeneemt. Anabole steroïden stimuleren ook de aanmaak van rode bloedcellen waardoor het bloed meer zuurstof kan transporteren. Dit vergroot het uithoudingsvermogen van een sporter. Toediening van het hormoon epo (erytropoëtine) stimuleert ook de aanmaak van rode bloedcellen en vergroot het uithoudingsvermogen van de sporter.

▼ **Afb. 68** Striae door een snelgroeiende spiermassa.



Het gebruik van doping heeft bijwerkingen en brengt soms grote medische risico's met zich mee. Sommige stimulerende middelen onderdrukken het gevoel van vermoeidheid. Doordat een sporter dan niet meer voelt hoe ver hij kan gaan, kan dat leiden tot uitputtingsverschijnselen. Door het gebruik van anabole steroïden kunnen mannen 'vrouwelijker' worden. Ze zijn bijvoorbeeld seksueel minder actief of impotent, produceren minder sperma, ontwikkelen borsten, hun teelballen krimpen en urineren doet pijn door vergroting van de prostaat. Vrouwen krijgen door de inname van anabole steroïden vaak mannelijkere kenmerken, zoals meer gezichtsbeharing en een lagere stem. Ook neemt de borstomvang af en wordt de menstruatiecyclus verstoord. Bij langdurig gebruik van anabole steroïden treden zowel bij mannen als vrouwen bijwerkingen op: een vette huid met acne, het ontstaan van striae door de snel groeiende spiermassa (zie afbeelding 68), een opgeblazen gevoel, toename van het gewicht, bloedstollingsziekten, leverschade, een vergrote kans op hartaandoeningen of een beroerte, een hoger cholesterolgehalte van het bloed en zwakkere pezen.

opdrachten

52 Iemand kan er uitgerust of moe uitzien. Dit wordt veroorzaakt door een verschillende spiertonus van de gelaatsspieren. Leg dat uit.

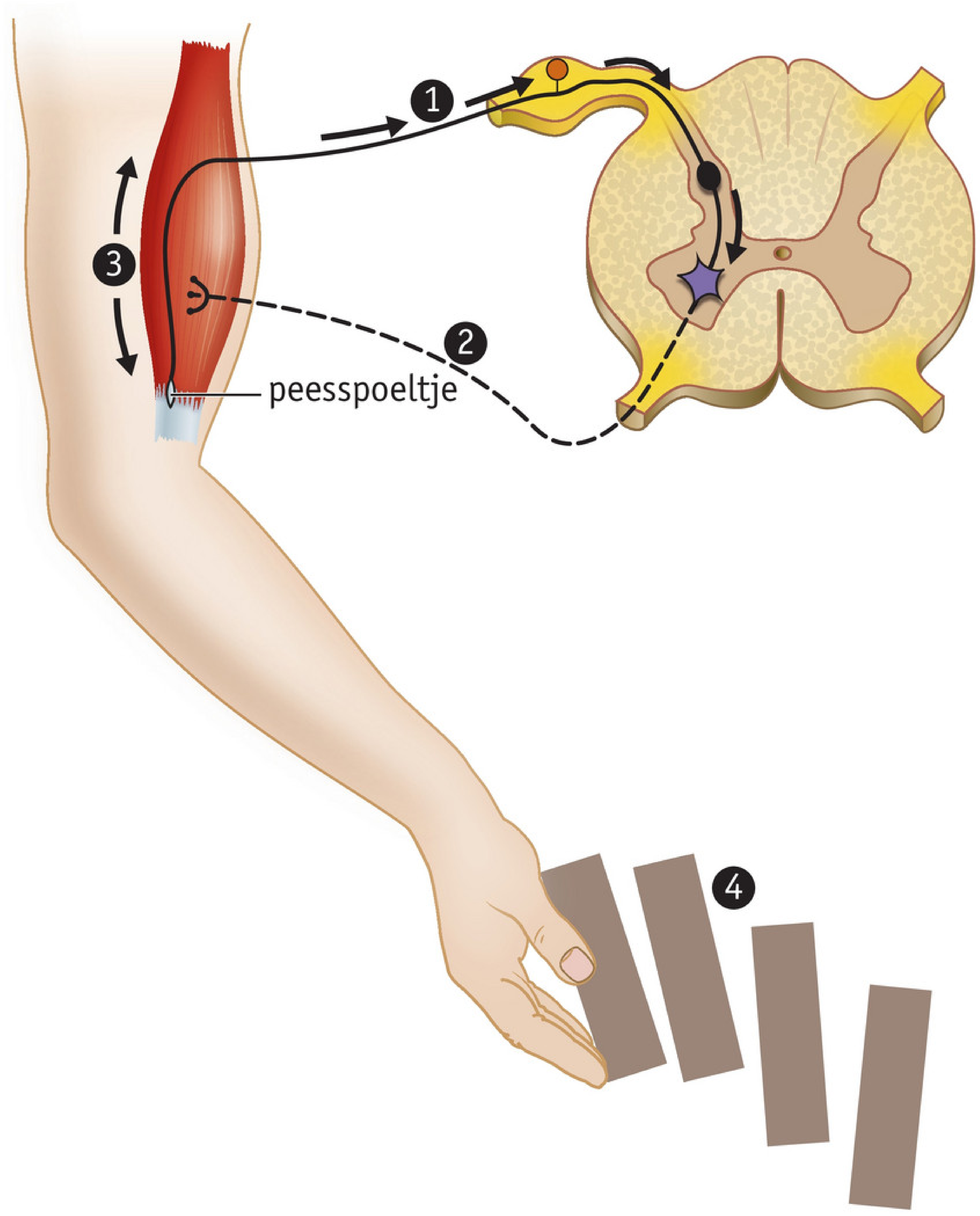
53 In afbeelding 65 is een spierspoeltje in een skeletspier getekend in drie situaties: ontspannen, uitgerekt en samengetrokken. Onder elke getekende situatie is de impulsfrequentie in het aangesloten sensorische neuron P weergegeven.

- **a** Als de spier ontspannen is, geleidt neuron P impulsen met een bepaalde frequentie.
 Leg uit waarom in deze situatie het ontbreken van impulsen niet functioneel zou zijn.
- **b** De spier trekt samen onder invloed van impulsen die door neuron Q worden aangevoerd.
 Is de impulsfrequentie in neuron Q evenredig aan die in neuron P, of omgekeerd evenredig? Leg je antwoord uit.
- **c** In afbeelding 65.2 wordt de spier uitgerekt. Bij veel skeletspieren heeft zo'n situatie tot gevolg dat de spier reflexmatig samentrekt.
 Leg uit dat deze samentrekking een gevolg is van negatieve terugkoppeling.

54 Wanneer een spier te zwaar wordt belast, ontstaat in het peeslichaampje een reflex om de spier te beschermen. In afbeelding 69 is dit schematisch weergegeven.

- **a** Noteer de cijfers 1 tot en met 4 onder elkaar en maak de juiste combinaties.
 Kies uit: *de lading valt – de spier ontspant – motorisch neuron – sensorisch neuron*.
- **b** Neemt de impulsfrequentie in neuron 2 toe of af? Leg je antwoord uit.

▶ **Afb. 69** De werking van een peesspoeltje in een skeletspier.



55 Clenbuterol is een anabole steroïde. Soms beweren sporters na een positieve dopingtest dat clenbuterol in hun bloed is terechtgekomen door het eten van vervuild vlees.

a Waarom zou een veehouder clenbuterol aan zijn dieren toedienen?

b Welk type doping wordt vooral tijdens of vlak voor een belangrijke wedstrijd gebruikt? En welk type in de maanden voorafgaand aan een belangrijke wedstrijd?

c Soms wordt bij een topsporter enkele weken voor een belangrijke wedstrijd bloed afgetapt. Vlak voor de wedstrijd krijgt de sporter dan een transfusie met zijn eigen bloed (bloeddoping).
Leg uit hoe dit kan leiden tot betere prestaties tijdens de wedstrijd.

WAARSCHIJNLIJKHEID EN ONZEKERHEID

Uit verschillende natuurwetenschappelijke onderzoeken is gebleken dat doping gevaarlijk kan zijn voor de gezondheid van een sporter. Bij een natuurwetenschappelijk onderzoek wordt meestal het verschil tussen twee of meer groepen onderzocht. Soms zijn de verschillen tussen twee groepen klein. Het is dan de vraag of het verschil tussen beide groepen niet door het toeval is veroorzaakt. Met statistiek bepalen onderzoekers de **waarschijnlijkheid** dat dit verschil niet door toeval is veroorzaakt. Wetenschappers hebben afspraken gemaakt over welke **onzekerheid** daarbij wordt geaccepteerd.
Met behulp van een statistische toets kan een ***p*-waarde** worden berekend. De *p*-waarde is de kans dat er geen verschil is tussen de proefgroep en de controlegroep. Als de *p*-waarde klein is, spreek je van een **significant** verschil tussen de onderzochte groepen. Het is gebruikelijk om de *p*-waarde van 0,05 of lager als een significant verschil te beschouwen. Er is dan een kans van 5% of minder dat het verschil tussen de onderzochte groepen op toeval berust. Een

statistische toets die een *p*-waarde van 0,01 of kleiner oplevert, geeft een zeer significant verschil aan. De onzekerheid is dan erg klein dat het verschil op toeval berust en de waarschijnlijkheid is groot dat er een verschil bestaat dat niet op toeval berust.

BETROUWBAAR EN VALIDE ONDERZOEK

Het gebruik van doping is verboden als het de sportieve prestaties bevordert en/of in strijd is met een eerlijke sportbeoefening in wedstrijdverband. Het gebruik ervan wordt tegengegaan door dopingcontroles bij belangrijke wedstrijden en in de periode daaraan voorafgaand. De urine van sporters wordt dan onderzocht op de aanwezigheid van verboden stoffen. Worden deze stoffen aangetroffen, dan kan de sporter gediskwalificeerd worden. Dit onderzoek moet dus nauwkeurig gebeuren zonder toevallige fouten, zoals het verkeerd aflezen van de waarden. Je spreekt van een **betrouwbaar onderzoek** wanneer het (zo veel mogelijk) dezelfde resultaten oplevert als het enkele keren wordt herhaald. Er kunnen ook systematische fouten optreden. Er wordt dan constant een te hoge of te lage waarde waargenomen of een andere eigenschap gemeten dan was bedoeld. Wanneer onderzoek zo min mogelijk systematische fouten bevat, spreek je van een **valide onderzoek**.

opdrachten

56 Onderzoekers willen meten of sporters na het nemen van een drankje met opwekkende stoffen sneller lopen. De sporters doen eerst een snelheidstest zónder drankje, daarna mét een drankje. Het onderzoek wordt op twee manieren uitgevoerd:
Onderzoek 1: elke proefpersoon krijgt één drankje van 0,2 L.
Onderzoek 2: de hoeveelheid drank is afhankelijk van het lichaamsgewicht (in kg) van de sporters.

a Welk onderzoek is valide? Leg je antwoord uit.

b Meldonium is een geneesmiddel dat wordt gebruikt bij de behandeling van hartproblemen. Bij patiënten zou het middel de zuurstofvoorziening van de hartspier verbeteren. Sporters gebruiken meldonium soms om hun inspanningsprestaties te verbeteren. Sinds 1 januari 2016 staat het middel op de dopinglijst. Er is nog onvoldoende wetenschappelijke informatie over wanneer meldonium precies uit het lichaam van de sporter is verdwenen en hoelang het nog te traceren is in urine.
Schaatsers die deelnamen aan een belangrijke wedstrijd op 1 maart 2016 werden op de wedstrijddag getest op het gebruik van meldonium. Een aantal van hen werd positief bevonden.
Is de uitslag van deze dopingtest betrouwbaar? Leg je antwoord uit.

57 Een bioloog onderzoekt een verschil tussen de experimenteergroep en de controlegroep. De statistische toets die hij hierbij gebruikt, resulteert in een *p*-waarde van 0,07.

a Blijkt hieruit dat er een significant verschil is tussen beide groepen? Leg je antwoord uit.

b Hoe groot is bij een *p*-waarde van 0,07 de onzekerheid en hoe groot is de waarschijnlijkheid dat het verschil tussen de experimenteergroep en de controlegroep wordt veroorzaakt door toeval? En is deze onzekerheid geaccepteerd in de wetenschap?

▶▶ PRACTICUMOPDRACHT 5

CONTEXT Wetenschap/Leefwereld

Een killerbody

▼ **Afb. 70** Filemon.



Twintig procent van alle Nederlanders ouder dan 15 jaar doet aan fitness, onder andere om er beter uit te zien. Presentator Filemon Wesselink was gefascineerd door dit gegeven en dook voor zijn tv-programma in de wereld van fitness. Zijn doel: door training net zo'n killerbody krijgen als zijn collega's Arie Boomsma en Waldemar Torenstra. En uiteindelijk wilde hij op de cover staan van het meest toonaangevende fitnessblad van Nederland. Al snel wordt duidelijk dat het lichaam van Filemon door de trainingen niet snel verandert. Wat doen anderen bij zo'n soort tegenslag? Filemon wilde weten wat het effect is als je anabole steroïden gebruikt om grotere spieren te krijgen. Hij meldde zich aan als proefpersoon in een grootschalig Nederlands onderzoek en ging intensief trainen mét gebruik van anabole steroïden. Hij onderzocht wat voor hem de lichamelijke en psychische gevolgen waren en wat de drijfveer van mensen is om vaak in de sportschool te zijn.

opdracht

58 De teelballen van Filemon blijken na een tijdje te zijn gekrompen. Wanneer een man anabole steroïden gebruikt, kan zijn vruchtbaarheid afnemen doordat hij minder zaadcellen produceert.

- **a** Leg uit hoe dit komt. Je kunt hierbij *Binas* gebruiken.
- **b** Is het gebruik van anabole steroïden een voorbeeld van negatieve of van positieve terugkoppeling? Leg je antwoord uit.
- **c** Zou je zelf anabole steroïden gebruiken om een gespierder of strakker lichaam te krijgen? Leg je antwoord uit.
- **d** Het is Filemon gelukt om in het meest toonaangevende fitnessblad van Nederland te verschijnen. Maar niet op de cover, want daar wilde het betreffende magazine niet aan meewerken vanwege het feit dat Filemon anabolen heeft gebruikt om zijn gespierde body te bereiken.
 Vind je het besluit van de redactie van het magazine terecht? Leg je antwoord uit.

Je hebt nu de basisstof van dit thema doorgewerkt.

- Controleer met het uitwerkingenboek of je de basisstofopdrachten goed hebt uitgevoerd.
- Je kunt nu verdergaan met de digitale oefentoets. Je kunt de samenvatting en flitskaarten gebruiken om je hierop voor te bereiden.
- Na de digitale oefentoets kun je de paragraaf Samenhang, de examentrainer en de verrijkingsstof doen.

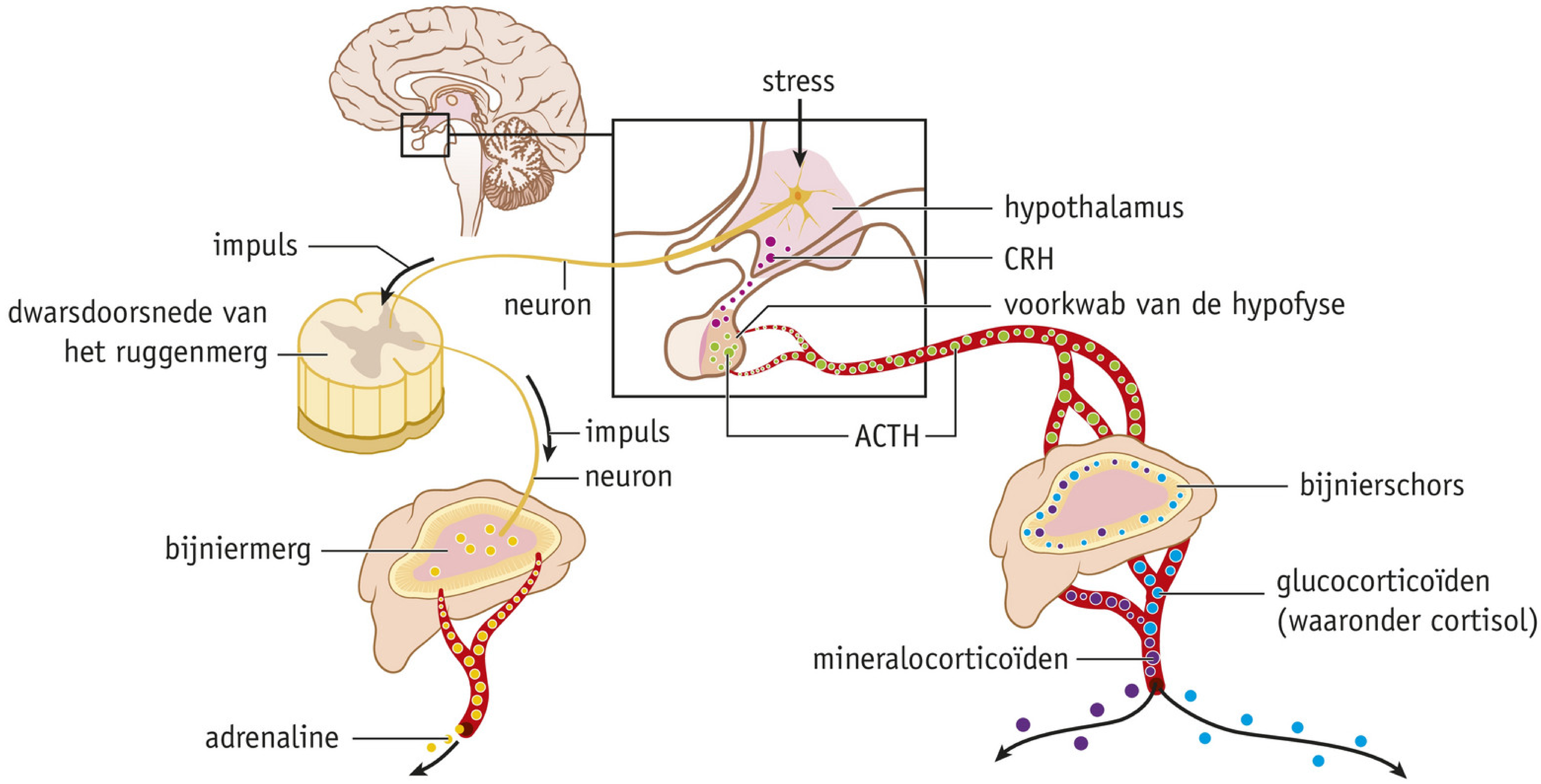
Leerdoelen
- Je kunt de hypothalamus-hypofyse-bijnier-as toelichten voor verschillende organisatieniveaus van de biologie.
- Je kunt de biologische vakvaardigheid evolutionair denken toepassen op de hormonale en neurologische regulatie bij mensen.

Stop met stressen!

Huiswerk, toetsen, volle e-mailboxen, berichten op je smartphone, deadlines, examens, de dagelijkse schoolsleur, slaaptekort, keuzen maken en verwachtingen van je ouders. En alles wat je doet of besluit, lijkt belangrijk.

Naast stress over school- en studiezaken geeft een op de drie jongeren aan wekelijks stress te hebben over hun sociale leven en bijna een kwart over zaken die zich afspelen in het gezin. Slechts een op de tien jongeren zegt stress te ondervinden door social media. Wel geeft ruim een derde aan dat het leven een stuk relaxter zou zijn zonder. Evolutionair gezien is acute stress belangrijk. Het zorgt ervoor dat je lichaam snel tot actie kan overgaan wanneer dat nodig is. Stress verhoogt ook je concentratie en alertheid zodat je optimaal kunt reageren en beter kunt onthouden. Acute stress vergroot hierdoor je overlevingskans.
Een stressreactie bestaat uit een snelle, kortdurende respons en een langzamere respons die langer aanhoudt (zie afbeelding 1). De snelle, kortdurende respons leidt tot de afgifte van adrenaline door het bijniermerg. De langzamere respons leidt onder andere tot de afgifte van het stresshormoon cortisol. Dit hormoon zorgt ervoor dat van bepaalde eiwitten in je spieren glucose wordt gemaakt. Zo wordt het verlies van energie door de snelle, kortdurende stressreactie gecompenseerd. Cortisol onderdrukt ook het immuunsysteem, remt ontstekingsreacties en bevordert leer- en geheugenprocessen. En het is belangrijk voor het herstel bij een stressreactie. Het remt de neuronen van de hypothalamus om CRH aan te maken. Langdurige afgifte van cortisol bij chronische stressreacties heeft een negatief effect op het lichaam. Hart- en vaatziekten, slaapproblemen, depressie, geheugenproblemen, een immuunsysteem dat minder goed werkt en een burn-out kunnen hiervan het gevolg zijn.

▼ **Afb. 1** Het verloop van een stressreactie: de hypothalamus-hypofyse-bijnier-as.



Snelle, kortdurende respons
- Glycogeen wordt omgezet in glucose. - Bloeddruk neemt toe. - Hart klopt sneller. - Ademhaling versnelt. - Bloedvaten naar spieren en hersenen verwijden. - Organen van het verteringsstelsel worden geremd.

Langzame respons die langer aanhoudt
- Natriumionen en water worden opgenomen door de spieren. - Bloedvolume en bloeddruk nemen toe. - Eiwitten en vetten worden afgebroken en omgezet in glucose. - Immuunsysteem wordt onderdrukt. - Neuronen in de hypothalamus worden geremd om CRH af te geven.

Organisatie-niveau	Begrip
Biosfeer	
Ecosysteem	
Populatie	
Organisme	
Orgaan	
Cel	
Molecuul	

opdrachten

1 Neem het schema over en noteer begrippen uit de tekst bij het passende organisatieniveau.

2 Neem het schema van afbeelding 2 over.

a Noteer onder sensor, controlecentrum en effector de namen van de juiste organen of weefsels en bij elk nummer de naam van het juiste hormoon.

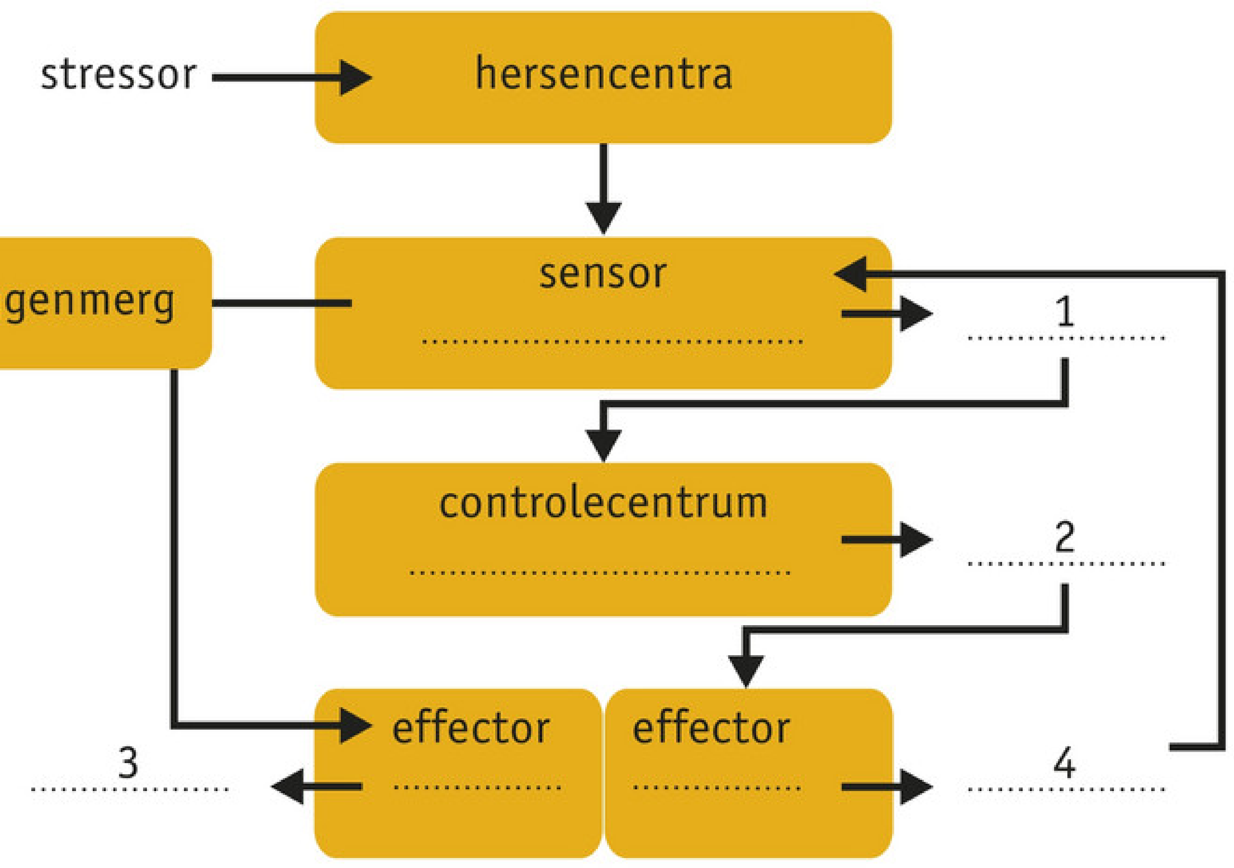
b Welk hormoon is een releasing hormoon?

c De afgifte van cortisol wordt geremd. Is hierbij sprake van een negatieve terugkoppeling of van positieve terugkoppeling? Leg je antwoord uit.

d Normaal merken neuronen in de hersenen een verhoogde cortisolspiegel op. Bij chronische stress raken deze neuronen beschadigd door de aanhoudende hoge cortisolspiegel.
Wat is het effect hiervan op de cortisolspiegel?

e Wat is het effect hiervan op de neuronen in de hersenen die een verhoogde cortisolspiegel moeten opmerken?

▶ **Afb. 2** Schema van de hypothalamus-hypofyse-bijnier-as.



3 Bij chronische stress wordt de balans tussen het orthosympathische en parasympatische deel van het autonome zenuwstelsel verstoord.
Welk deel van het autonome zenuwstelsel is het meest actief bij chronische stress? Leg je antwoord uit.

4 Een aantal kinderen was een dag in een ingestorte mijn opgesloten. De kinderen die geen actie ondernamen, hielden daar bijna allemaal klachten aan over zoals slapeloosheid, depressieve buien en geheugenstoornissen. De kinderen die waren gaan graven, hielden er geen klachten aan over.

a Welke conclusie kun je hieruit trekken?

b In een omgeving met wilde dieren en vijanden zijn stressreacties belangrijk om snel te kunnen vluchten of vechten. Tegenwoordig ontstaan stressreacties vaak door stressoren van psychische aard en is vluchten of vechten geen optie.
Stressreacties kunnen tegenwoordig leiden tot een burn-out. Leg dit uit.

c Veel mensen weten nog op welke plek ze waren toen ze hoorden dat twee vliegtuigen op 11 september 2001 in de Twin Towers in New York waren gevlogen. Hoe kun je dit verklaren?

5 Je kunt het cortisolgehalte bij mensen meten in het speeksel. Uit een wetenschappelijk onderzoek bleek dat in klassen met een docent die uitgeput is of een sterke mate van burn-out ervaart, het cortisolgehalte in het speeksel van de leerlingen hoger is.

a Welke conclusie kun je trekken uit dit onderzoek?

b Bedenk een werkplan waarmee je het onderzoek kunt herhalen.

Practica

practicumopdracht 1

De Strooptest

BASISSTOF 3

MATERIAAL

- een horloge of mobiele telefoon met stopwatch of een stopwatch

Je bent waarschijnlijk zo getraind in het lezen van gedrukte woorden dat je ze niet kunt negeren, zelfs niet als je het probeert. John Ridley Stroop ontdekte in 1930 dat je hersenen in staat zijn om impulsen te onderdrukken. In deze practicumopdracht onderzoek je het Stroop-effect.

ONDERZOEKSVRAAG

Bestaat er een verschil in de snelheid waarmee je de kleuren van woorden opnoemt waarbij de kleur van een woord overeenkomt met de naam van de kleur en waarbij de kleur van een woord afwijkt van de naam van de kleur?

HYPOTHESE

Stel een hypothese op.

METHODE

Je werkt in deze practicumopdracht met zijn tweeën.

- Bekijk afbeelding 1.
- Dek afbeelding 1.2 af met een blanco, wit papier.
- De proefpersoon noemt zo snel mogelijk achter elkaar de kleuren van de woorden van afbeelding 1.1 op, terwijl de ander de tijd opneemt. Noteer de eindtijd van de proefpersoon.
- Dek vervolgens afbeelding 1.1 af.
- De proefpersoon noemt zo snel mogelijk achter elkaar de kleuren van de woorden van afbeelding 1.2 op, terwijl de ander de tijd opneemt. Noteer de eindtijd van de proefpersoon.
- Wissel van rol en herhaal het experiment.
- Vergelijk na afloop de resultaten met elkaar.

▶ **Afb. 1** De Strooptest.

Rood	Roze	Oranje	Zwart
Groen	Paars	Blauw	Rood
Blauw	Bruin	Groen	Grijs
Geel	Rood	Roze	Paars

1

Rood	Roze	Oranje	Zwart
Groen	Paars	Blauw	Rood
Blauw	Bruin	Groen	Grijs
Geel	Rood	Roze	Paars

2

RESULTATEN

Noteer je tijdwaarnemingen in een tabel.

CONCLUSIE

Beantwoord de volgende vraag.

1 Welke conclusie kun je trekken?

DISCUSSIE

Beantwoord de volgende vraag.

2 Hoe kun je je conclusie verklaren?

practicumopdracht 2

Het ruggenmerg

BASISSTOF 3

MATERIAAL

- een klaargemaakt preparaat van een dwarsdoorsnede van het ruggenmerg
- een microscoop (eventueel kun je een loep gebruiken)

In deze practicumopdracht onderzoek je een klaargemaakt preparaat van een dwarsdoorsnede van het ruggenmerg met een microscoop.

METHODE

Bekijk het preparaat bij de kleinste vergroting.

RESULTATEN

- Maak een tekening van het ruggenmerg.
- Zet de namen bij de delen.
- Geef aan op welke plaatsen zich de cellichamen van schakelneuronen en motorische neuronen bevinden.

practicumopdracht 3

De kniepeesreflex

BASISSTOF 4

MATERIAAL

- een houten hamertje of een liniaal (je kunt ook de zijkant van je hand gebruiken)

Het animale zenuwstelsel regelt bewuste en onbewuste reacties. In deze practicumopdracht onderzoek je een prikkel waarop een vaste, onbewuste reactie volgt.

METHODE

Je werkt in deze practicumopdracht met zijn tweeën.

- Leg je rechterbeen over je linkerknie. Zorg ervoor dat je rechtervoet de grond niet raakt en dat je onderbeen ontspannen hangt.
- Laat je klasgenoot voelen waar de onderkant van je knieschijf zit. Hieronder bevindt zich de aanhechtingsplaats van de kniepees.
- Vervolgens geeft je klasgenoot op deze plaats een zachte tik met het hamertje, de liniaal of de zijkant van zijn hand.

RESULTATEN

Beantwoord de volgende vragen.

1 Hoe reageerde je onderbeen op de tik?

2 Heb je deze beweging bewust willen maken?

3 Voelde je de tik vóór of na het begin van de reactie?

▼ **Afb. 2** De kniepeesreflex.



practicumopdracht 4

Glad en dwarsgestreept spierweefsel

BASISSTOF 6

MATERIAAL
- klaargemaakte preparaten van glad en dwarsgestreept spierweefsel
- een microscoop

Er bestaan verschillende typen spierweefsel. In deze practicumopdracht onderzoek je met een microscoop preparaten van glad en dwarsgestreept spierweefsel.

METHODE

Bekijk de preparaten bij een vergroting van 400×.

RESULTATEN
- Maak van elk type weefsel een tekening van enkele spiercellen of spiervezels.
- Zet de namen bij de delen.

practicumopdracht 5

Beweegtest

BASISSTOF 6

Veel mensen brengen hun dag grotendeels zittend door. Daarom is de Nederlandse Norm Gezond Bewegen (NNGB) vastgesteld. Je voldoet aan de norm als je minimaal zestig minuten per dag beweegt. In deze practicumopdracht onderzoek je of jij aan de beweegnorm voldoet.

ONDERZOEKSVRAAG

Voldoe ik aan de beweegnorm?

HYPOTHESE

Stel een hypothese op.

METHODE

Noteer een week lang hoeveel tijd je per dag besteedt aan de verschillende activiteiten die in de tabel worden genoemd. Een activiteit telt alleen mee als je deze minimaal tien minuten achter elkaar doet, als je voelt dat je hart sneller klopt en je licht gaat zweten.
Actiemomenten zijn alle activiteiten die minimaal tien minuten duren en waardoor je hartslag omhooggaat. Denk ook aan activiteiten als grasmaaien en stofzuigen.

RESULTATEN
- Vul in de tabel in hoeveel minuten je per dag aan verschillende activiteiten van de beweegtest hebt besteed.
- Tel het aantal minuten dat je aan de verschillende activiteiten hebt besteed per dag bij elkaar op.

Activiteiten	Zondag	Maandag	Dinsdag	Woensdag	Donderdag	Vrijdag	Zaterdag
	Tijdsduur (in min)	Tijdsduur (in min)	Tijdsduur (in min)	Tijdsduur (in min)	Tijdsduur (in min)	Tijdsduur (in min)	Tijdsduur (in min)
Fietsen							
Lopen							
Actiemomenten							
Sporten							
Totaal							

CONCLUSIE

Beantwoord de volgende vraag.

1 Voldoe jij aan de beweegnorm? Leg je antwoord uit.

DISCUSSIE

Beantwoord de volgende vraag.

2 Waarom is je onderzoek wel of niet betrouwbaar? Leg je antwoord uit.

Samenvatting

LEERDOEL 1 ⏩ BASISSTOF 1

Je kunt beschrijven hoe regelkringen een rol spelen bij het handhaven van de homeostase bij de mens.

- Homeostase: het in stand houden van een dynamisch evenwicht in het inwendige milieu van organismen.
 - Een regelkring bestaat uit een sensor, een controlecentrum en een effector.
 - Via regelkringen worden bepaalde normwaarden gehandhaafd. Hierdoor is er een dynamisch evenwicht.
 - Bij negatieve terugkoppeling heeft het resultaat van een proces een remmende invloed op het proces.
 - Bij positieve terugkoppeling versterkt een toename van het resultaat het proces.
- Homeostase is een voorbeeld van zelfregulatie op het organisatieniveau organisme.
- Bij homeostase in meercellige organismen vindt communicatie tussen cellen plaats met signaalmoleculen, zoals hormonen en neurotransmitters.

LEERDOEL 2 ⏩ BASISSTOF 2

Je kunt beschrijven op welke manieren hormonen de cellen van weefsels en organen kunnen beïnvloeden.

- Hormoonklieren (endocriene klieren) geven hormonen af aan het bloed (secretie).
- Exocriene klieren (zweetklieren, speekselklieren) geven hun product af via een afvoerbuis.
- Hormonen regelen de werking van doelwitorganen waarvan de cellen receptoren bezitten waaraan het hormoon kan binden.
 - Een hormoon kan processen in meerdere doelwitorganen regelen.
 - De mate van reactie van doelwitorganen wordt onder andere bepaald door de hormoonspiegel (hormoonconcentratie) van een hormoon en het aantal receptoren op de celmembranen van de cellen.
 - Hormonen reguleren vooral geleidelijke veranderingen.
- De werking van hormonen die door het celmembraan heen kunnen: een hormoonmolecuul bindt aan een receptoreiwit in het cytoplasma van een doelwitcel. Er wordt een hormoon-receptorcomplex gevormd dat via een kernporie naar het kernplasma wordt getransporteerd. Daar kan het bepaalde genen in het DNA aan- of uitzetten. Wanneer een gen aan staat, kan de cel eiwitten maken. De gevormde eiwitmoleculen kunnen verschillende functies hebben.
- De werking van hormonen die binden aan een receptoreiwit aan de buitenzijde van het celmembraan van een doelwitcel:
 - Aan de binnenzijde van het celmembraan wordt een second messenger geactiveerd of gevormd. Deze kan bijvoorbeeld een enzym activeren. Het geactiveerde enzym kan het signaal doorgeven aan een volgend signaalmolecuul, een specifieke reactie op gang brengen in het cytoplasma of genen in het DNA aan- of uitzetten.
 - Signaalcascade (cascade): een signaal wordt in de cel via meerdere schakels doorgegeven.

LEERDOEL 3 ⏩ BASISSTOF 2

Je kunt de werking van hormoonklieren en hun hormonen beschrijven en afleiden hoe doelwitorganen daarop reageren.

- De hypothalamus controleert veel homeostatische regelmechanismen en bestuurt het hormoonstelsel doordat neuronen neurohormonen produceren en afgeven (neurosecretie).
- De hypofyse produceert o.a. hormonen die de werking van andere hormoonklieren beïnvloeden.
- De hypofyseachterkwab geeft neurohormonen (ADH, oxytocine) af die worden geproduceerd door neuronen in de hypothalamus.
 - Oxytocine: stimuleert het ontstaan van weeën aan het einde van de zwangerschap en tijdens de geboorte.
 - ADH: regelt de resorptie van water in de nieren bij de vorming van urine.
- De hypofysevoorkwab:
 - De secretie van hormonen door de hypofyse staat onder invloed van releasing hormonen en inhibiting hormonen die door de hypothalamus worden afgegeven.
 - Groeihormoon: regelt de groei en ontwikkeling.
 - Prolactine: stimuleert de productie van melk door melkklieren in de borsten.
 - Thyreoïdstimulerend hormoon (TSH): reguleert de schildklier.
 - FSH en LH reguleren processen in de ovaria en de testes.
 - Adrenocorticotroop hormoon (ACTH): stimuleert de bijnierschors tot de afgifte van cortisol.
- De schildklier produceert thyroxine.
 - Thyroxine stimuleert de stofwisseling en de groei en ontwikkeling bij kinderen.
 - TRF (uit de hypothalamus) stimuleert de vorming en afgifte van TSH door de hypofysevoorkwab.
 - TSH stimuleert de vorming van schildklierweefsel, de opname van jodium door de schildkliercellen en de productie van thyroxine.
 - Thyroxine remt de productie van TRF en TSH (negatieve terugkoppeling).

- Spijsverteringshormonen worden geproduceerd door endocriene cellen in de alvleesklier en maag- en darmwand.
- Eilandjes van Langerhans in de alvleesklier produceren insuline en glucagon.
 - Insuline versnelt het transport van glucose door celmembranen en stimuleert dat glucose in lever en spieren wordt omgezet in glycogeen, waardoor de glucoseconcentratie in het bloed wordt verlaagd.
 - Glucagon stimuleert de omzetting van glycogeen in lever en spieren in glucose, waardoor de glucose-concentratie in het bloed wordt verhoogd.
- De nieren produceren epo (erytropoëtine) dat de productie van rode bloedcellen in het rode beenmerg stimuleert.
- Het bijniermerg produceert bij stressvolle situaties adrenaline dat een snelle, kortdurende werking heeft.
 - Adrenaline bevordert de stofwisseling, de omzetting van glycogeen in glucose en de afgifte van glucose aan het bloed en zorgt ervoor dat het lichaam in staat is snel te handelen in stresssituaties.
- De bijnierschors produceert o.a. cortisol onder invloed van ACTH.
 - Cortisol onderdrukt de activiteit van het afweer-systeem en verhoogt de glucoseconcentratie in het bloed.

LEERDOEL 4 ▶▶ BASISSTOF 3

Je kunt de bouw en signaalverwerking van de verschillende typen neuronen beschrijven.

- Een neuron bestaat uit een cellichaam met een kern en bevat cytoplasma met ribosomen en endoplasmatisch reticulum.
- Uitlopers:
 - dendrieten: uitlopers die impulsen naar het cellichaam toe geleiden;
 - axonen (neurieten): uitlopers die impulsen van het cellichaam af geleiden;
 - myelineschede: isolerende laag om veel axonen die wordt gevormd door cellen van Schwann. Tussen de cellen bevinden zich insnoeringen.
 - cell junction: de verbinding tussen cellen in meercellige organismen.
- Communicatie met neurotransmitters:
 - Een axon geeft neurotransmitters af in de synaptische spleet tussen een neuron en een doelwitcel.
 - De neurotransmitters binden aan receptoren in het membraan van de doelwitcel.
 - Communicatie via impulsen en neurotransmitters is snel.
- Sensorische neuronen (gevoelszenuwcellen):
 - Geleiden impulsen van zintuigcellen (receptoren) naar het centrale zenuwstelsel.
 - De cellichamen liggen meestal vlak bij het centrale zenuwstelsel in spinale ganglia (ruggenmergs-zenuwknopen) en hebben één lange dendriet.
- Motorische neuronen (bewegingszenuwcellen):
 - Geleiden impulsen van het centrale zenuwstelsel naar effectoren (spieren of klieren).
 - De cellichamen liggen in het centrale zenuwstelsel en hebben één lang axon.
- Schakelneuronen:
 - Geleiden impulsen binnen het centrale zenuwstel-sel.
 - Liggen geheel binnen het centrale zenuwstelsel (in ruggenmerg, hersenstam, grote hersenen en kleine hersenen).

LEERDOEL 5 ▶▶ BASISSTOF 3

Je kunt de bouw, functies en werking van het zenuwstelsel beschrijven.

- Indeling zenuwstelsel op grond van de bouw:
 - het centrale zenuwstelsel: grote hersenen, kleine hersenen, hersenstam en ruggenmerg;
 - het perifere zenuwstelsel: zenuwen.
- Indeling zenuwstelsel op grond van de functie:
 - het animale zenuwstelsel: regelt vooral de bewuste reacties en de onbewuste reacties (reflexen);
 - het autonome (vegetatieve) zenuwstelsel: regelt vooral de werking van inwendige organen.
- Werking van het zenuwstelsel:
 - Zintuigcellen (receptoren) vangen prikkels op en zetten deze om in impulsen.
 - Prikkel: een invloed uit het milieu op een organisme.
 - Neuronen (conductoren) geleiden impulsen naar het centrale zenuwstelsel, verwerken deze in het centrale zenuwstelsel en geleiden impulsen vanaf het centrale zenuwstelsel.
 - Spieren of klieren (effectoren) reageren op impulsen afkomstig van het centrale zenuwstelsel.
 - Gliacellen in zenuwweefsel hebben een ondersteunende functie.
- Zenuw: een bundel uitlopers van neuronen, omgeven door een laag bindweefsel.
 - Zenuwen verbinden het centrale zenuwstelsel met alle lichaamsdelen.
 - Drie typen zenuwen: gevoelszenuwen, bewegings-zenuwen, gemengde zenuwen.

- Grote hersenen:
 - Functie: het verwerken van impulsen.
 - In de schors (grijze stof) liggen de cellichamen van schakelcellen.
 - In het merg (witte stof) liggen de uitlopers.
 - Hersencentra: de plaats waar impulsen aankomen en worden verwerkt en waar impulsen kunnen ontstaan.
 - Primair gevoelscentrum: hier komen impulsen binnen en worden ze verwerkt (bewustwording).
 - Secundair gevoelscentrum: hier wordt het verband gelegd tussen de waarneming en eerdere waarnemingen (interpreteren en begrijpen).
 - Primair bewegingscentrum: hier ontstaan impulsen die naar spieren of klieren worden geleid.
 - Secundair bewegingscentrum: hier worden impulsen afkomstig uit primaire bewegingscentra op elkaar afgestemd.
- Kleine hersenen:
 - Functie: het coördineren van bewegingen.
- Hersenstam, bestaat uit o.a. verlengde merg en hypothalamus.
 - Functie: o.a. geleiden van impulsen:
 van het ruggenmerg naar de grote en kleine hersenen en omgekeerd;
 via zenuwen in hoofd en hals naar de grote en kleine hersenen en omgekeerd;
 impulsen in reflexbogen van hoofd en hals.
 - In het verlengde merg bevinden zich centra die activiteiten van het autonome zenuwstelsel controleren en sturen.
- Ruggenmerg:
 - Functies: geleiden van impulsen van zenuwen in de romp en de ledematen naar de hersenen en omgekeerd en geleiden van impulsen in reflexbogen in romp en ledematen.

LEERDOEL 6 ▸▸ BASISSTOF 4

Je kunt de functie van reflexen en een reflexboog beschrijven.

- Reflex: een vaste, snelle, onbewuste reactie op een bepaalde prikkel.
 - Functies: beschermen van het lichaam, voor de handhaving van bepaalde lichaamshoudingen en bij bewegingen.
- Reflexboog: de weg die impulsen bij een reflex afleggen: zintuigcellen → sensorisch neuron → schakelneuron in ruggenmerg of hersenstam geeft exciterende of inhiberende neurotransmitters af → motorisch neuron → wel of geen impuls naar spier of klier.
 - De grote hersenen maken geen deel uit van de reflexbogen; toch komen bij veel reflexen ook impulsen in de grote hersenen aan.

LEERDOEL 7 ▸▸ BASISSTOF 4

Je kunt de werking van het autonome (of vegetatieve) zenuwstelsel beschrijven.

- Het autonome zenuwstelsel staat niet onder invloed van de wil en werkt nauw samen met het hormoonstelsel.
- Het orthosympatische deel:
 - Beïnvloedt organen zodanig dat het lichaam activiteiten kan verrichten: de verbranding wordt bevorderd.
 - Effecten: o.a. verhoging van de hartslag- en ademfrequentie en vertraging van de vertering.
- Het parasympatische deel:
 - Beïnvloedt organen zodanig dat het lichaam in een toestand van rust en herstel kan komen. De stofwisseling wordt bevorderd.
 - Effecten: o.a. verlaging van de hartslag- en ademfrequentie en versnelling van de vertering.
- Innervatie: alle organen zijn verbonden met zenuwen waardoor ze worden voorzien van impulsen.
 - Dubbele innervatie: naar elk doelwitorgaan gaat een orthosympatische en een parasympatische zenuw.

LEERDOEL 8 ▸▸ BASISSTOF 5

Je kunt beschrijven hoe impulsgeleiding plaatsvindt.

- Bij een neuron dat geen impuls geleidt, heeft het cytoplasma een negatieve elektrische lading ten opzichte van de buitenkant van –70 mV: de rustpotentiaal.
 - De rustpotentiaal wordt gehandhaafd door actief transport van ionen door het celmembraan.
 - Natrium-kaliumpomp: de transporteiwitten transporteren vooral natriumionen de cel uit en kaliumionen de cel in (actief transport).
- Impulsgeleiding is het geleiden van impulsen langs het celmembraan van een axon.
 - Wanneer het verschil in elektrische lading de drempelwaarde (de prikkeldrempel) bereikt, kan er volgens het ‘alles-of-nietsprincipe’ een impuls ontstaan.
 - De prikkeldrempel is de kleinste prikkelsterkte die een impuls veroorzaakt.
 - Bij prikkeling boven de prikkeldrempel ontstaat een impuls.
- Impulssterkte: de grootte van de verandering in elektrische lading van het celmembraan.
 - De impulssterkte is voor alle neuronen gelijk.
- Impulsfrequentie: het aantal impulsen dat een neuron per tijdseenheid geleidt.
 - Hoe sterker de prikkeling van een zintuigcel, des te hoger de impulsfrequentie in het sensorische neuron dat erop is aangesloten.
- Depolarisatie: door binding van de neurotransmitter of door prikkeling neemt de rustpotentiaal af.
 - Na^+-kanalen openen en Na^+-ionen gaan de cel in.
- Actiepotentiaal: de binnenkant van het celmembraan krijgt gedurende korte tijd een positieve lading ten opzichte van de buitenkant.
 - Repolarisatie: na de actiepotentiaal sluiten de Na^+-kanalen en openen de K^+-kanalen. K^+-ionen gaan de cel uit.
- Refractaire periode: de oorspronkelijke elektrische lading van het celmembraan wordt hersteld door de natrium-kaliumpomp. Door vertraagd sluiten van de K^+-kanalen is er even hyperpolarisatie.
 - Het celmembraan kan korte tijd geen impulsen geleiden.
- Saltatoire impulsgeleiding (sprongsgewijze impulsgeleiding): bij neuronuitlopers met een myelineschede ‘springen’ de impulsen van insnoering naar insnoering. Dit vergroot de impulsgeleidingssnelheid.

LEERDOEL 9 ▸▸ BASISSTOF 5

Je kunt beschrijven hoe impulsoverdracht plaatsvindt.

- Impulsoverdracht vindt plaats in een synaps.
 - Synaptische spleet: ruimte tussen het membraan van het ene neuron en het postsynaptische membraan van het volgende neuron.
 - Het uiteinde van een axon bevat veel mitochondriën en blaasjes met neurotransmitter.
 - Wanneer een impuls aankomt bij het uiteinde van een axon, versmelten de blaasjes met het presynaptische membraan en komen de neurotransmitters vrij in de synaptische spleet.
 - De neurotransmitters binden aan receptoreiwitten in het postsynaptische membraan. Hierdoor openen er ionkanalen in het membraan en kunnen ionen de cel in of de cel uit stromen.
- Binding van de neurotransmitter kan direct of indirect (via second messenger) werken.
- Exciterende postsynaptische potentiaal (EPSP): een kleine depolarisatie van het postsynaptische membraan die ontstaat doordat neurotransmitters binden aan receptoreiwitten waardoor Na^+- kanalen en K^+-kanalen opengaan.
- Inhiberende postsynaptische potentiaal (IPSP): een kleine hyperpolarisatie van het postsynaptische membraan die ontstaat doordat neurotransmitters binden aan receptoreiwitten waardoor er porie-eiwitten voor K^+-ionen en/of Cl^--ionen opengaan, maar de porie-eiwitten voor Na^+-ionen dicht blijven.
- Summatie: als uit meerdere axonuiteinden tegelijk of kort na elkaar neurotransmitter vrijkomt, ontstaan depolarisaties die bij elkaar opgeteld samen de drempelwaarde kunnen overschrijden waardoor een actiepotentiaal kan ontstaan.
 - EPSP’s en IPSP’s die in een korte tijd een motorisch neuron bereiken, worden opgeteld.
 - IPSP’s kunnen het effect van EPSP’s neutraliseren.
- Bepaalde stoffen (o.a. geneesmiddelen en drugs) kunnen de impulsoverdracht beïnvloeden of imiteren.

LEERDOEL 10 ⏩ BASISSTOF 6

Je kunt de bouw en werking van spieren beschrijven.

- Typen spierweefsel: glad spierweefsel, dwarsgestreept spierweefsel en hartspierweefsel.
- Bouw van een skeletspier:
 - Een skeletspier bestaat uit spierbundels, die op hun beurt bestaan uit spiervezels.
 - Motorisch eindplaatje: het uiteinde van een vertakt axon van een motorisch neuron.
- Contractie van een skeletspier:
 - Motorische eindplaatjes geven de neurotransmitter acetylcholine af waardoor impulsen van een motorisch neuron worden overgedragen op spiervezels.
 - $Ca2^{+}$-ionen diffunderen de myofibrillen in en binden aan bepaalde eiwitten op de actinefilamenten. De myosinemoleculen strekken en binden aan de vrijgekomen bindingsplaatsen.
 - Bij het terugvallen in hun oorspronkelijke positie trekken de myosinemoleculen de actinefilamenten mee en verkorten de sarcomeren. Hierdoor worden de spiervezels korter.
- Bij de afbraak van glucose zonder zuurstof ontstaat melkzuur dat een daling van de pH in de spier veroorzaakt (verzuring).
- Spierspoeltjes geven informatie door over de uitrekking van een spiervezel aan het centrale zenuwstelsel. Peeslichaampjes (peesspoeltjes) reageren op de spierspanning.
- Antagonisten: spieren waarvan het samentrekken een tegengesteld effect heeft.

LEERDOEL 11 ⏩ BASISSTOF 6

Je kunt de effecten van training en dopinggebruik uitleggen.

- Door krachttraining krijgen de spieren meer spiercellen en neemt het aantal filamenten in de myofibrillen toe waardoor de spieren zwaarder worden en de skeletspieren betere prestaties leveren.
- Door duurtraining neemt vooral de doorbloeding van de spieren toe en wordt het uithoudingsvermogen groter.
- Een warming-up is een rustig begin van de training die steeds intensiever wordt waardoor je de bloedsomloop, stofwisselingsprocessen en impulsgeleiding stimuleert.
- Een cooling-down bestaat uit activiteiten die ervoor zorgen dat het lichaam na het sporten weer tot rust komt en goed kan herstellen en die de afvoer van afvalstoffen uit de spieren bevordert.
- Doping: verboden middelen of methoden die bij sport soms worden gebruikt om prestaties te verhogen.
 - Anabole steroïden zijn middelen die het lichaam van een sporter ertoe aanzetten meer spierweefsel te vormen zodat de spiermassa toeneemt en de sportprestaties verbeteren.

LEERDOEL 12 ⏩ BASISSTOF 6

Je kunt de uitvoering van een onderzoek en de conclusies evalueren.

- Met een statistische toets wordt aangetoond in hoeverre het verschil tussen de onderzochte groepen berust op toeval (de *p*-waarde).
- Goed onderzoek is betrouwbaar.
 - Toevallige fouten: onder verschillende omstandigheden worden verschillende resultaten behaald.
 - Onderzoek zonder toevallige fouten levert bij herhaling (zo veel mogelijk) dezelfde resultaten op.
- Goed onderzoek is valide.
 - Systematische fout: er wordt steeds dezelfde fout gemaakt, waardoor men niet meet wat men wilde meten.
 - Valide onderzoek bevat zo min mogelijk systematische fouten.

COMPETENTIES/VAARDIGHEDEN

Je hebt de volgende vaardigheden geoefend:

- doelgericht zoeken, beoordelen, selecteren en verwerken van informatie;
- uitvoeren en presenteren van een natuurwetenschappelijk onderzoek;
- verzamelen, bewerken en overzichtelijk weergeven van data;
- geven van een beargumenteerde mening;
- gebruiken van biologische en ethische argumenten;
- evalueren van een natuurwetenschappelijk onderzoek;
- verklaren van neurale regulatie op het niveau van organismen met behulp van evolutiemechanismen (evolutionair denken);
- met elkaar in verband brengen van hormonale en neurale regulatie op de niveaus van moleculen, cellen, weefsels, organen en organismen (systeemdenken).

Examentrainer

PIJNBESTRIJDING TIJDENS BEVALLING

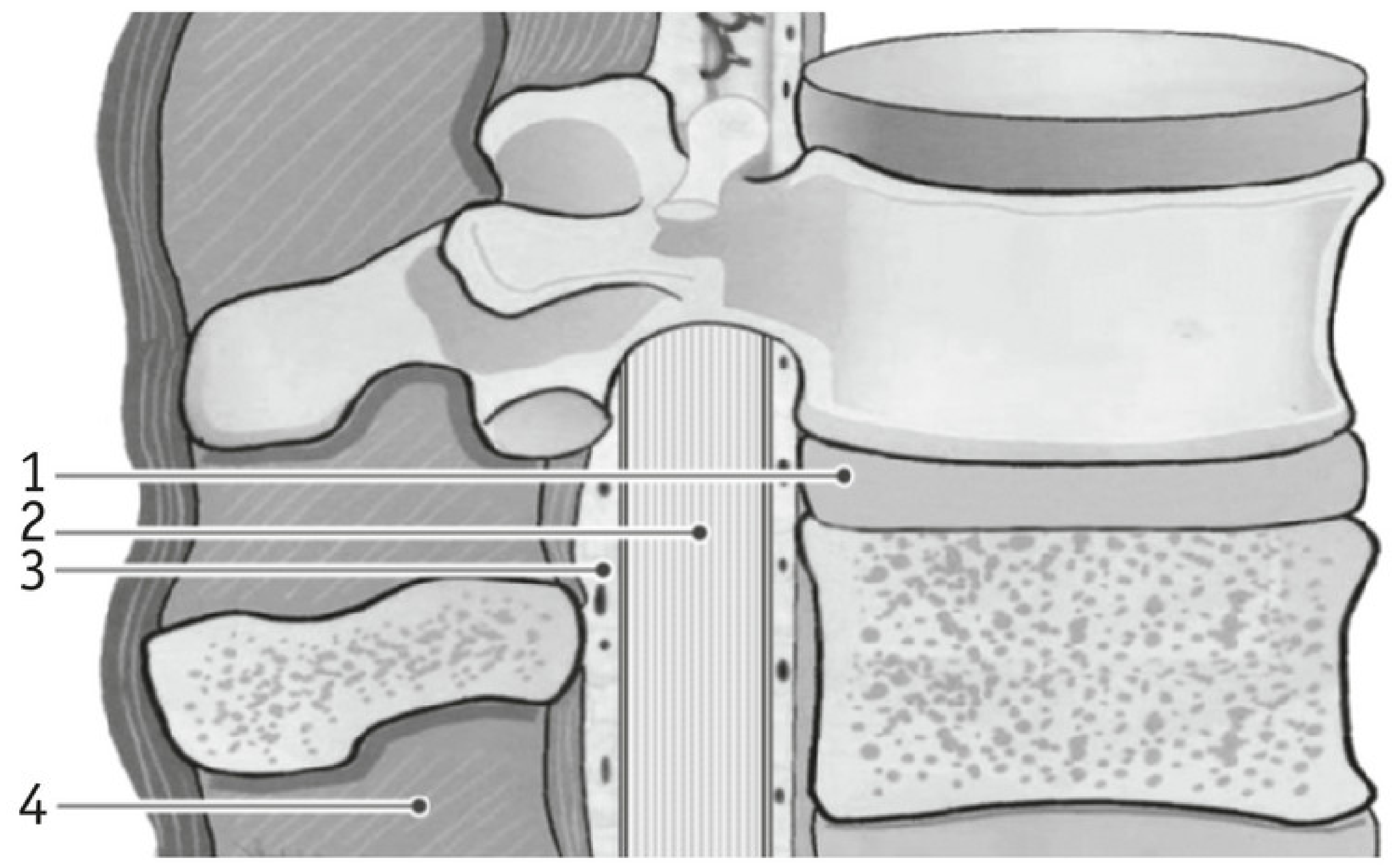
Naar: examen vwo 2015-1, vragen 24, 25, 26 en 28.

Zwangere vrouwen kunnen in Nederland kiezen tussen een bevalling thuis of in het ziekenhuis. In de regel wordt in Nederlandse ziekenhuizen bij pijnbestrijding tijdens de bevalling gekozen voor epidurale anesthesie (de ruggenprik). Dit is een vorm van plaatselijke verdoving waarbij anesthetica – stoffen die tijdelijke gevoelloosheid voor pijnprikkels veroorzaken – in de epidurale ruimte, die het ruggenmerg omgeeft, worden ingebracht (zie afbeelding 1).

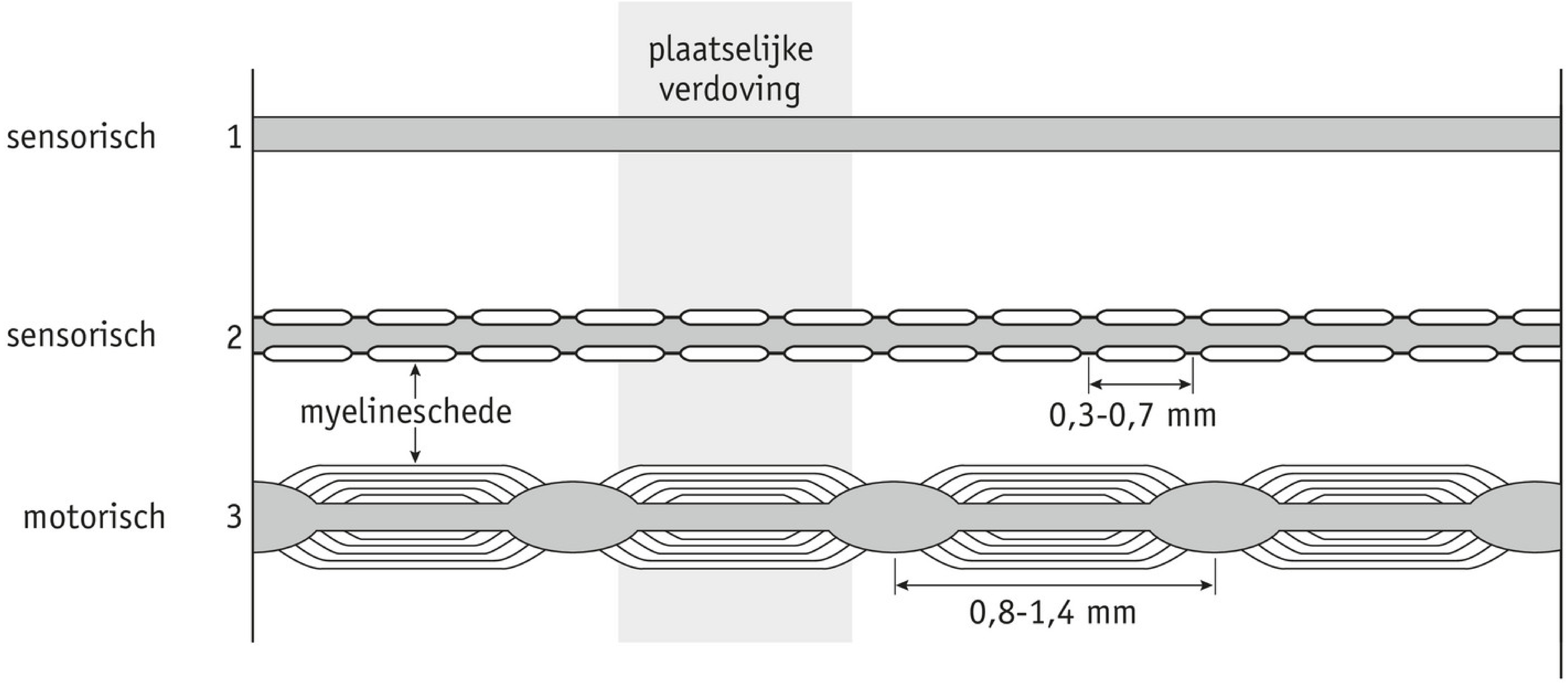
In afbeelding 1 is in de uitvergroting schematisch het ruggenmerg en de directe omgeving weergegeven.

2p **1** Met welk nummer is de positie van de naaldpunt bij epidurale anesthesie juist aangegeven?
- A met nummer 1
- B met nummer 2
- C met nummer 3
- D met nummer 4

▼ **Afb. 1** Het ruggenmerg.



▼ **Afb. 2** Uitlopers van verschillende neuronen.



De anesthetica die bij plaatselijke verdoving worden gebruikt, zorgen voor de blokkade van Na^+-kanalen in het celmembraan.

2p **2** Welk proces in de neuronen wordt hierdoor als eerste voorkomen?
- A depolarisatie
- B hyperpolarisatie
- C in stand houden van de rustpotentiaal
- D repolarisatie

De inwerking van plaatselijke verdoving op uitlopers van drie verschillende typen neuronen is in afbeelding 2 schematisch weergegeven.
Artsen maken onderscheid tussen scherpe (snelle) en brandende (trage) pijn.

1p **3** Welk type neuronen in afbeelding 2 is betrokken bij de sensatie van scherpe pijn? Noteer het nummer en licht je keuze toe.

Een zwangere vrouw die een ruggenprik tijdens de bevalling overweegt, wordt geïnformeerd door haar verloskundige dat bij epidurale pijnbestrijding mogelijk extra oxytocine moet worden toegediend om de bevalling voorspoedig te laten verlopen.

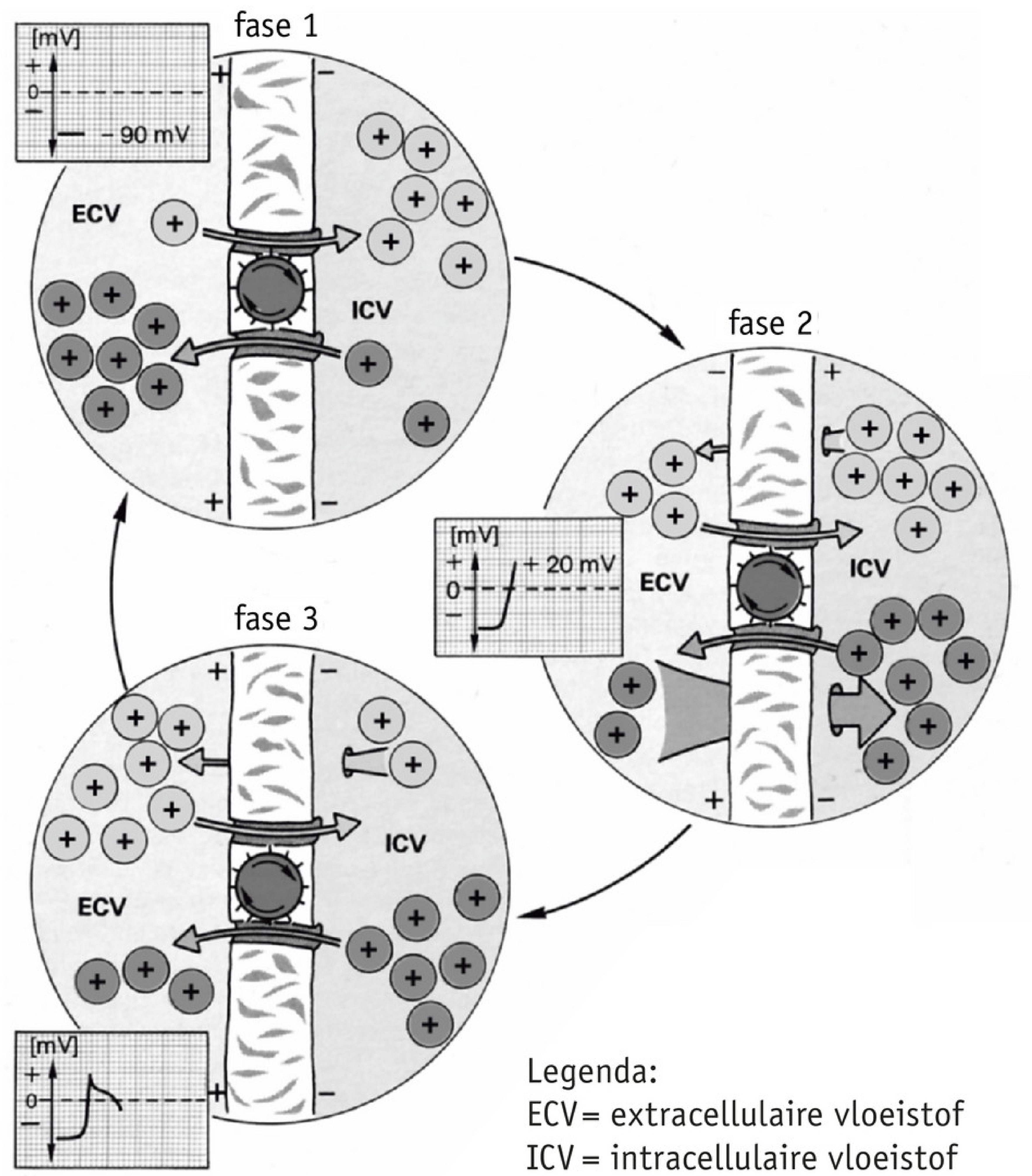
1p **4** Wat is het beoogde effect van de toegediende oxytocine?

IMPULSGELEIDING

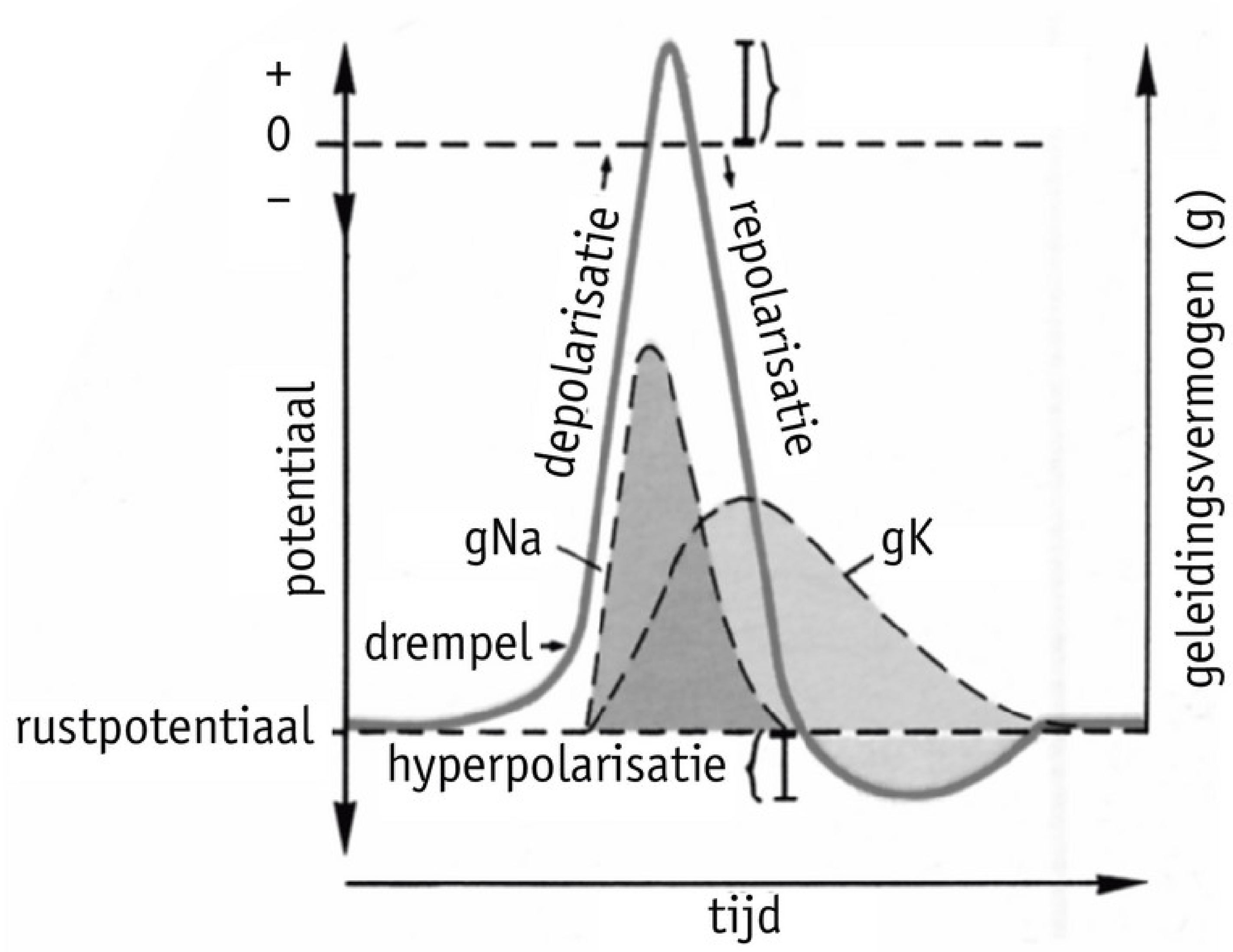
Naar: examen vwo 2007-1, vragen 23, 24 en 25.

Bij impulsgeleiding in het zenuwstelsel speelt het transport van K^+- en Na^+-ionen een belangrijke rol. In figuur 1 van afbeelding 3 zijn drie fasen weergegeven: de rusttoestand (fase 1), de depolarisatie (fase 2) en de repolarisatie (fase 3). Bij elke fase is in een diagram het potentiaalverschil tussen de binnen- en buitenkant van het neuronmembraan gegeven. Het diagram in figuur 2 toont het geleidend vermogen van het membraan voor Na^+-ionen (gNa) en K^+-ionen (gK) tijdens een actiepotentiaal.

▼ **Afb. 3** Fasen en geleidend vermogen bij impulsgeleiding.



figuur 1



figuur 2

2p **5** In welke van de drie fasen staan, volgens de gegevens in de afbeelding, kaliumkanaaltjes open?
- A alleen in fase 1
- B alleen in fase 2
- C alleen in fase 3
- D in fase 1 en 2
- E in fase 1 en 3
- F in fase 2 en 3

Een actiepotentiaal wordt gevolgd door een absoluut refractaire periode, waarin geen nieuwe actiepotentiaal mogelijk is in het desbetreffende neuron (zie figuur 2 van de afbeelding).

2p **6** Wat is een van de oorzaken voor dit oponthoud?
- A Het duurt enige tijd voordat de energie voor een actiepotentiaal kan worden geleverd.
- B Het duurt enige tijd voordat de natrium/kaliumpomp kan gaan werken.
- C Het duurt enige tijd voordat de ionenverdeling voldoende is hersteld.

De rustpotentiaal van een neuron is het gevolg van een ongelijke verdeling van ionen zoals die is weergegeven in de tabel (zie afbeelding 4). Een actiepotentiaal is een gevolg van een verstoring van deze ionenverdeling.

▼ **Afb. 4** Verdeling van ionen.

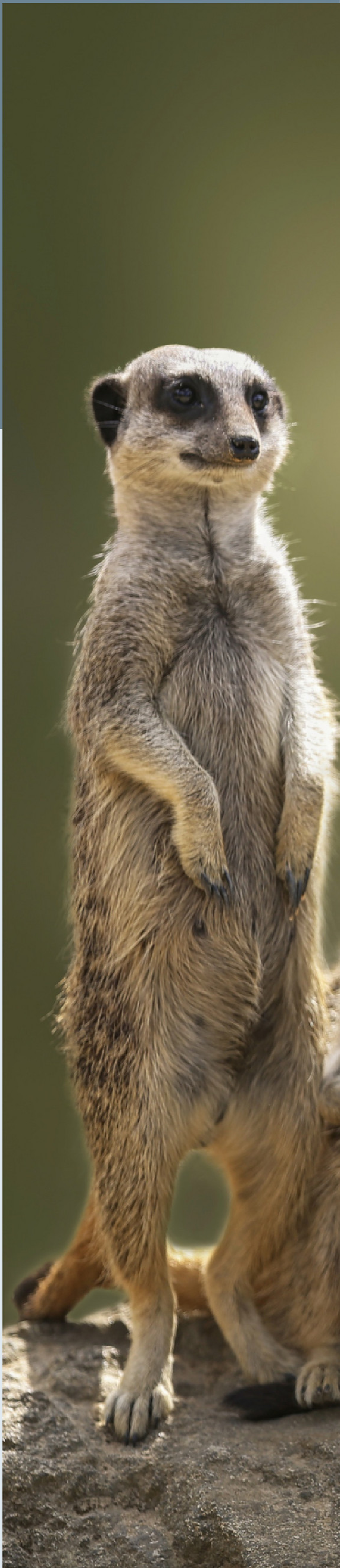
Ionen	Extracellulair (mmol/L)	Intracellulair (mmol/L)
K^+	5	140
Na^+	142	10
Cl^-	103	4
Andere anionen (o.a. eiwitmoleculen)	5	150

Voor het herstel en de instandhouding van de rustpotentiaal vindt actief transport van bepaalde ionen plaats.

2p **7** Welke van de ionen, K^+, Na^+ en negatief geladen eiwitmoleculen, worden hiervoor actief door het celmembraan getransporteerd?
- A alleen K^+-ionen
- B alleen Na^+-ionen
- C alleen negatief geladen eiwitmoleculen
- D K^+- en Na^+-ionen
- E K^+- en Na^+-ionen en negatief geladen eiwitmoleculen

2 Waarneming en gedrag

Dieren en mensen passen zich voortdurend aan hun omgeving aan. Goede informatie is daarvoor van levensbelang. Door zintuigen zoals het oog komt veel informatie via zenuwen bij de hersenen. Het centrale zenuwstelsel gebruikt deze informatie voor bewuste en onbewuste reacties die leiden tot succesvol gedrag. Hoe reageer jij op je omgeving en welk gedrag vertoon jij?



ONTDEKKEN
Bij zoekt bom 80

BASISSTOF
1 Het zintuigstelsel 82
2 Het oog 86
3 Gedrag beschrijven 99
4 Vorming van gedrag 106
5 Aangepast gedrag 114
6 Sociaal gedrag 122
7 Gedrag bij mensen 128

SAMENHANG
Prairiewoelmuizen zoeken troost 132

PRACTICA 134

SAMENVATTING 138

EXAMENTRAINER 142





Bij zoekt bom

BASISSTOF 5 EN 6

De komst van explosieven heeft de mensheid veel goeds gebracht. Waar onze voorouders duizenden jaren geleden nog met de hand tunnels groeven, kunnen wij in een fractie van een seconde tonnen steen verplaatsen met behulp van dynamiet. Maar de krachtige werking van explosieven kan ook voor minder nobele doelen worden gebruikt.

Helaas kunnen we ons allemaal wel een terroristische aanslag herinneren waarbij explosieven zijn gebruikt. Waarom zijn gebouwen, zoals luchthavens en openbare gebouwen zo moeilijk hiertegen te beveiligen? Het is niet gemakkelijk om explosieven op te sporen; vaak kan dat niet met een simpele metaaldetector.
Wetenschappers brengen nu een onverwacht nieuw wapen tegen kwaadwillende gebruikers van explosieven in de strijd: de honingbij. Met zijn buitengewone reuk kan dit insect tot twee deeltjes op de biljoen detecteren. Dat is vergelijkbaar met het vinden van een zandkorrel in een zwembad! Met deze eigenschap is de honingbij uitermate geschikt om explosieven in vrachtcontainers te vinden, in voertuigen die de grens passeren en op vliegvelden waar alles draait om veiligheid.

‘Met zijn buitengewone reuk kan de honingbij tot twee deeltjes op de biljoen detecteren.’

De honingbij heeft voor deze taak een aantal grote voordelen ten opzichte van honden. Bijen leren sneller, zijn goedkoper om te houden en ze hebben minder verzorging nodig. Ook planten bijen zich een stuk sneller voort dan honden. De eerste proeven met de insecten zijn al gedaan. Na een training van enkele uren worden bijen in een soort cartridge ondergebracht die in een kistje is gemonteerd.

Vervolgens wordt het kistje langs verdachte voorwerpen of personen gehaald. Een camera in het kistje houdt in de gaten of de bijen explosieven ruiken. In dat geval is er direct een reactie te zien: de bijen steken hun tong uit, wat de camera registreert. Na twee dagen werken krijgen de bijen hun vrijheid weer terug.
Toch zijn er nog de nodige hindernissen te overwinnen. Het is belangrijk dat de bijen geen stress ondervinden; dat zou hun reactie op de geur van explosieven kunnen verstoren. En hoewel bijen niet gemakkelijk van hun doel zijn af te leiden, is 100% taakgerichtheid onmogelijk. Wat te denken van een explosievensmokkelaar met een pot honing in zijn tas ...?

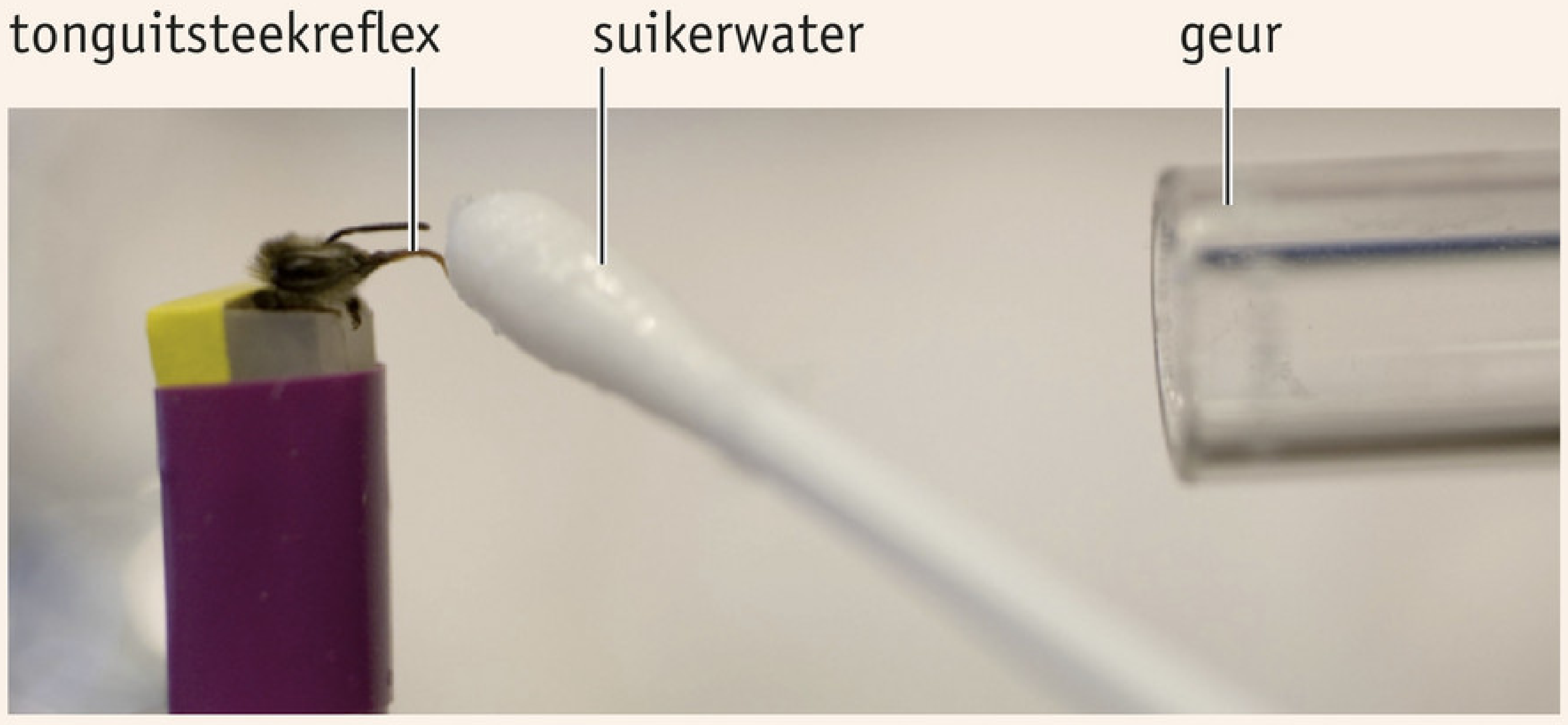
▼ **Afb. 1** Honingbijen.



opdrachten

Jij bent een van de laboratoriummedewerkers bij het Los Alamos National Laboratory Stealthy Insect Sensor Project Team. Met succes heb je al honderden bijen getraind waarbij je suikerwater hebt gebruikt als beloning. Een grote luchthaven wil bijen gaan gebruiken om explosieven op te sporen en de directie heeft je gevraagd om dit traject te begeleiden. Enkele medewerkers gaan de bijen zelf trainen en ze zijn dan ook erg benieuwd hoe de bijentraining eruit zal gaan zien.

▼ **Afb. 2** Trainen van honingbijen.



Bijen zijn sociale dieren en hebben door hun geslacht een duidelijke taak. Dat brengt ook een moeilijkheid met zich mee: trainers kunnen niet zomaar elke willekeurige bij uit het verblijf halen als ze bijen gaan trainen. Alleen bijen die gericht zijn op het zoeken van voedsel kunnen worden gebruikt. Er is oefening voor nodig om die bijen van de andere te onderscheiden. De medewerkers vragen zich af hoe de bijen op een zo natuurlijk mogelijke manier kunnen worden gehouden en wat de levensduur is van een bij. Er zijn nog wel enkele medewerkers die zich zorgen maken om gestoken te worden; ze willen graag weten of je bijensteken kunt vermijden.

1 Voor de eerste voorlichtingsbijeenkomst op de luchthaven bereid je een presentatie voor waarin je antwoord geeft op de vragen, de zorgen zo veel mogelijk wegneemt en ingaat op het gedrag van bijen. Maak hiervoor een presentatie en maak gebruik van de informatie uit basisstof 6.

2 Na de presentatie ga je in een bijeenkomst aan trainers van de luchthaven uitleggen hoe ze de bijen kunnen trainen. Ze krijgen hierin voldoende achtergrondinformatie om de training te wijzigen of op andere dieren toe te passen. Je kunt ervoor kiezen hiervoor een filmpje te maken of een stappenplan. Maak hierbij gebruik van de informatie uit basisstof 5 en bronnen op internet. In het filmpje of stappenplan maak je in elk geval duidelijk:
- hoe bijen zo goed kunnen ruiken en welke zintuigen ze daarvoor gebruiken;
- bij welke prikkels ongetrainde bijen hun tong uitsteken;
- om welk type leerproces het gaat;
- welke stappen een trainer doorloopt om een bij de tong te laten uitsteken bij het ruiken van explosieven.

 Gebruik hierbij afbeelding 2.

Leerdoelen
- Je kunt de werking van zintuigen beschrijven en de relatie van het zintuigstelsel met het zenuwstelsel beschrijven.

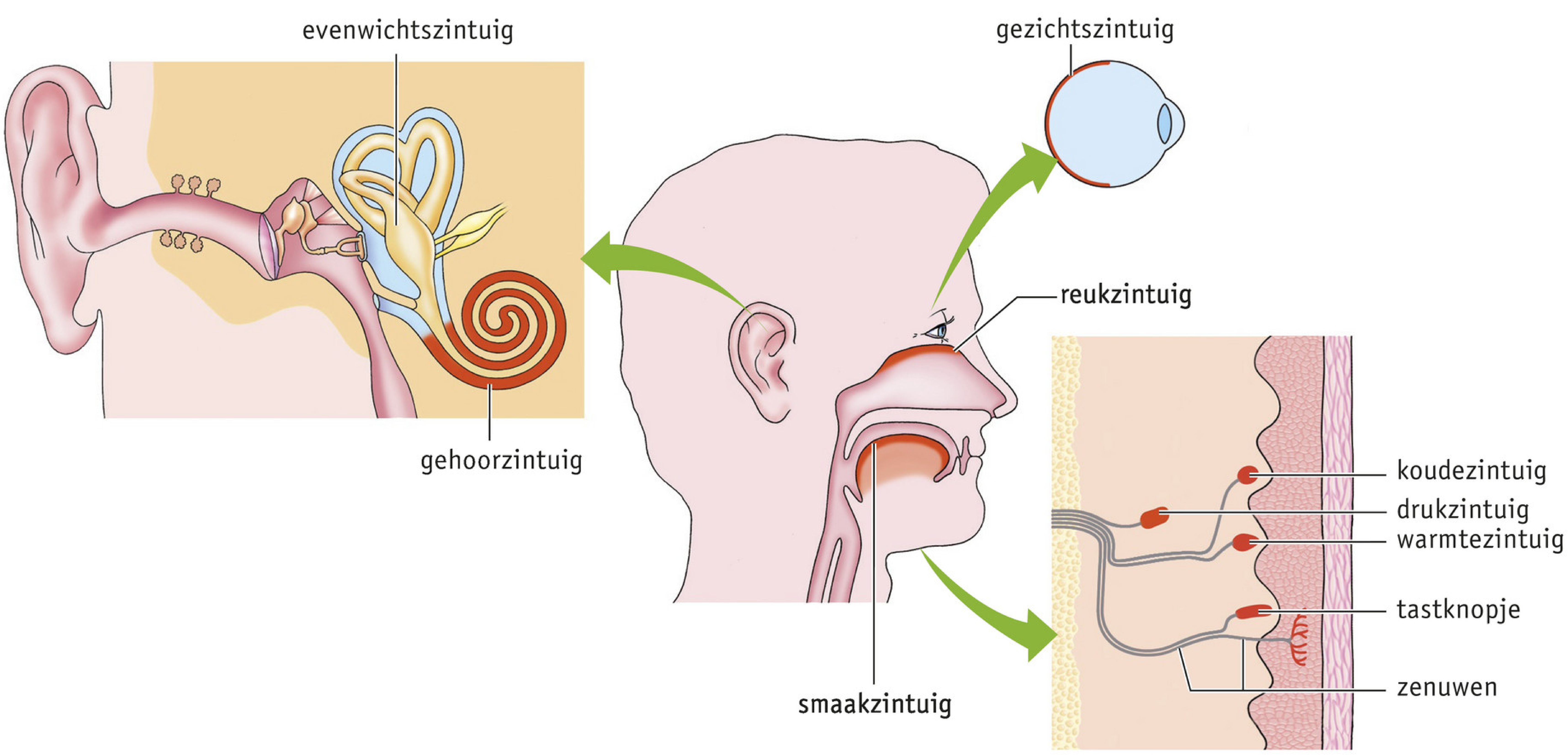
1 Het zintuigstelsel

Zintuigen zijn gevoelige meetinstrumenten die energie en stoffen in het interne en externe milieu kunnen waarnemen, bijvoorbeeld temperatuur, druk, licht en zelfs concentraties van opgeloste stoffen. Via impulsen gaat deze informatie razendsnel naar de hersenen.

INTERNE EN EXTERNE PRIKKELS

Het zintuigstelsel bestaat uit verschillende zintuigen. In afbeelding 1 is de ligging van enkele zintuigen weergegeven. In de met rood aangegeven gebieden liggen zintuigcellen (receptoren). Zintuigen, zoals het gehoorzintuig en het gezichtszintuig, ontvangen prikkels uit het externe milieu (**externe prikkels**). Zintuigen die prikkels ontvangen uit het inwendige milieu (**interne prikkels**) zoals osmoreceptoren en pH-receptoren, worden gebruikt bij homeostatische regelmechanismen. Osmoreceptoren in de hypothalamus bepalen de osmotische waarde van het bloedplasma en beïnvloeden daarmee de urineproductie.

▼ **Afb. 1** De ligging van enkele zintuigen (schematisch).

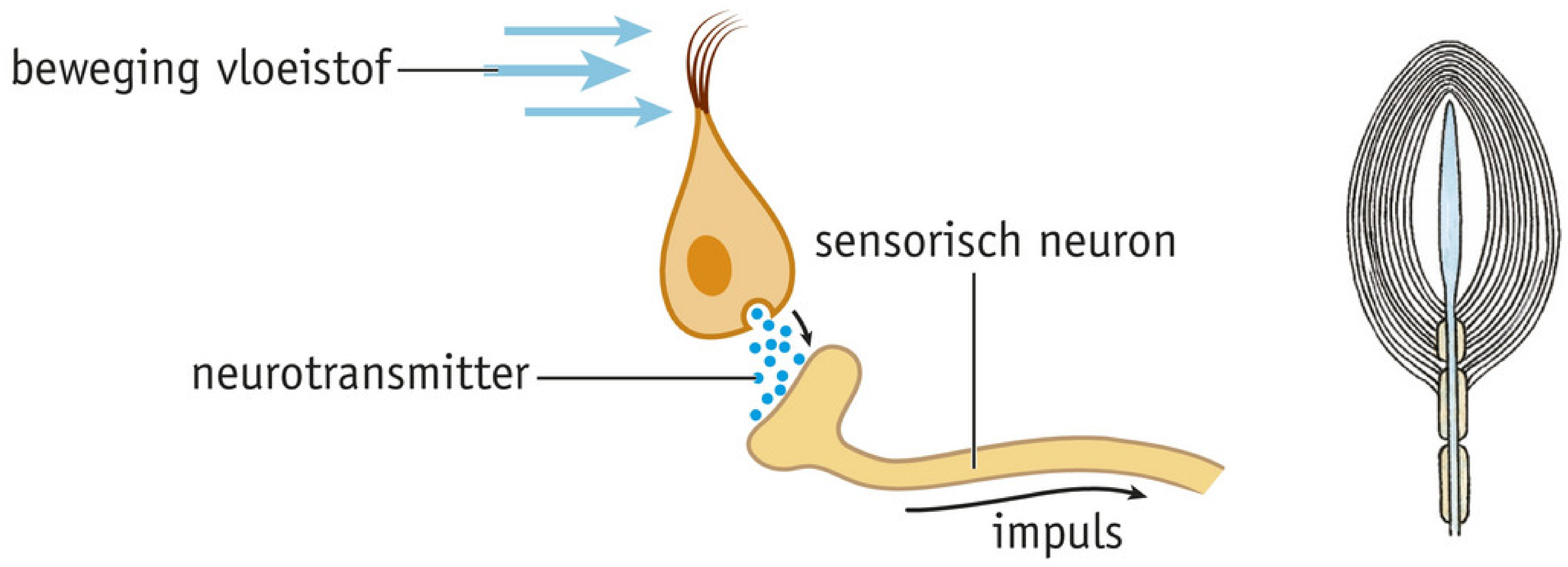


Er zijn ook zintuigen die een verandering van de spanning van een spier of een verandering in de stand van een lichaamsdeel registreren: de zogenoemde **proprioceptoren**. Voorbeelden hiervan zijn de spierspoeltjes in spieren, peesspoeltjes en de evenwichtszintuigen in de oren. Via impulsen en neuronen (conductoren) wordt de informatie van zintuigen doorgegeven aan het centrale zenuwstelsel. Dieren en mensen reageren voortdurend op prikkels met acties van effectoren, zoals spieren en klieren.

Afhankelijk van het type prikkel waar zintuigcellen op reageren, kun je verschillende groepen receptoren onderscheiden.
Mechanische receptoren reageren op uiteenlopende vormen van mechanische energie, zoals aanraking, druk, beweging en geluid. Er ontstaat een impuls

in een mechanische receptor wanneer het celmembraan buigt of uitrekt.
Gehoorreceptoren en **evenwichtsreceptoren** zijn mechanische receptoren met zeer fijne haartjes. Als de vloeistof waarin zij zich bevinden beweegt, buigen de haartjes en vervormt het celmembraan (zie afbeelding 2.1). Hierdoor ontstaat een impuls.
Tastreceptoren en **drukreceptoren** zijn mechanische receptoren waarin een impuls ontstaat als het celmembraan wordt vervormd door lichte aanraking of druk (zie afbeelding 2.2). Tastreceptoren liggen vlak onder de opperhuid. Drukreceptoren liggen dieper in de huid.
Chemische receptoren kunnen bepaalde moleculen uit de omgeving binden. Smaakreceptoren binden opgeloste moleculen en reukreceptoren binden moleculen uit de lucht. Hierdoor ontstaat een impuls in deze zintuigcellen.
Temperatuurreceptoren in de huid reageren op warmte en kou. Wanneer de temperatuur in zo'n receptor boven of onder een bepaalde normwaarde komt, ontstaat een impuls.
Pijnreceptoren bevinden zich in het hele lichaam en zijn de uiteinden van bepaalde neuronen. Er ontstaat een impuls in deze receptoren door extreme druk, door extreme temperaturen of door stoffen die vrijkomen bij beschadiging of ontsteking van weefsel.
Lichtreceptoren (fotoreceptoren) zijn zintuigcellen waarin een impuls ontstaat door zichtbaar licht.

▶ **Afb. 2** Mechanische receptoren.



1 een mechanische receptor met haartjes

2 een drukreceptor

HET ONTSTAAN VAN IMPULSEN IN ZINTUIGCELLEN

Zintuigcellen zijn gespecialiseerde neuronen (zie afbeelding 2.1) of uitlopers van neuronen (zie afbeelding 2.2). Net als in neuronen ontstaan in zintuigcellen impulsen als een prikkel sterker is dan de drempelwaarde. Je noemt deze drempelwaarde de **prikkeldrempel**. Elk type zintuigcel heeft voor elk soort prikkel een bepaalde prikkeldrempel. De prikkeldrempel van lichtreceptoren voor lichtprikkels is erg laag. Je noemt licht daarom de **adequate prikkel** voor lichtreceptoren. De prikkeldrempel van deze zintuigcellen is voor andere, niet-adequate prikkels veel hoger. Als je bijvoorbeeld licht op je ogen drukt, ontstaan er geen impulsen in de lichtreceptoren. Maar als je een klap op je ogen krijgt, ontstaan er wel impulsen en zie je 'sterretjes'.
Naarmate de prikkel sterker is, is de impulsfrequentie in het aangesloten sensorische neuron hoger. Wanneer een prikkel enige tijd aanhoudt, wordt de prikkeldrempel hoger en neemt de impulsfrequentie af. Hierdoor voel je bijvoorbeeld na enige tijd de druk van de kleren op je huid niet meer en is het zintuig minder gevoelig. De aanpassing van de gevoeligheid van een zintuig aan een aanhoudende prikkelsterkte heet **adaptatie** ofwel gewenning. Ook een verlaging van de prikkeldrempel noem je adaptatie. Zo wennen je gezichtszintuigcellen bijvoorbeeld na een periode aan de schemering. Adaptatie voorkomt dat het centrale zenuwstelsel overbelast raakt met onbelangrijke informatie. Daarnaast zorgt adaptatie ervoor dat het centrale zenuwstelsel voldoende informatie krijgt.

Afb. 3 Impulsfrequentie.

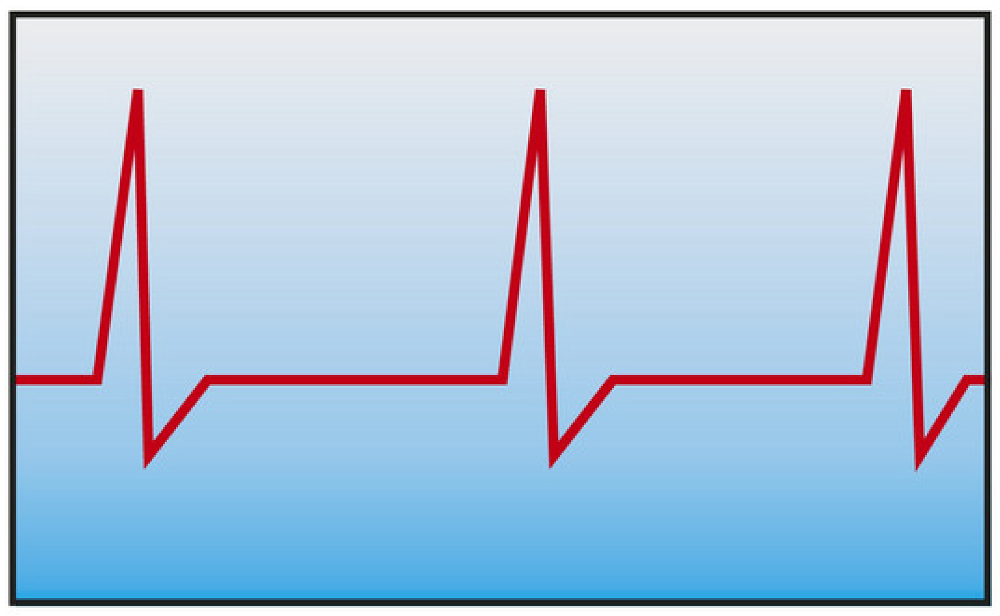


diagram 1

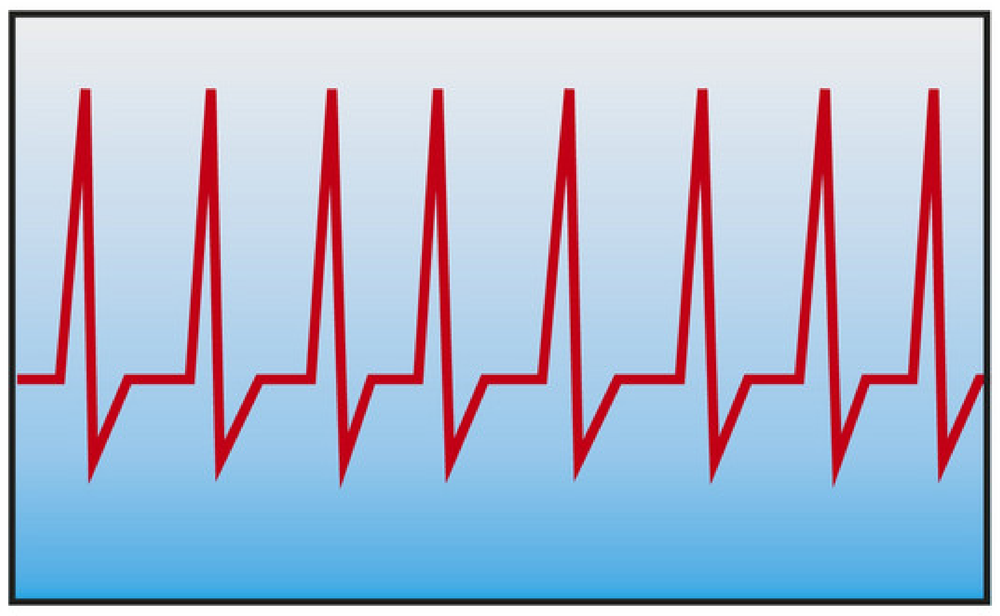


diagram 2

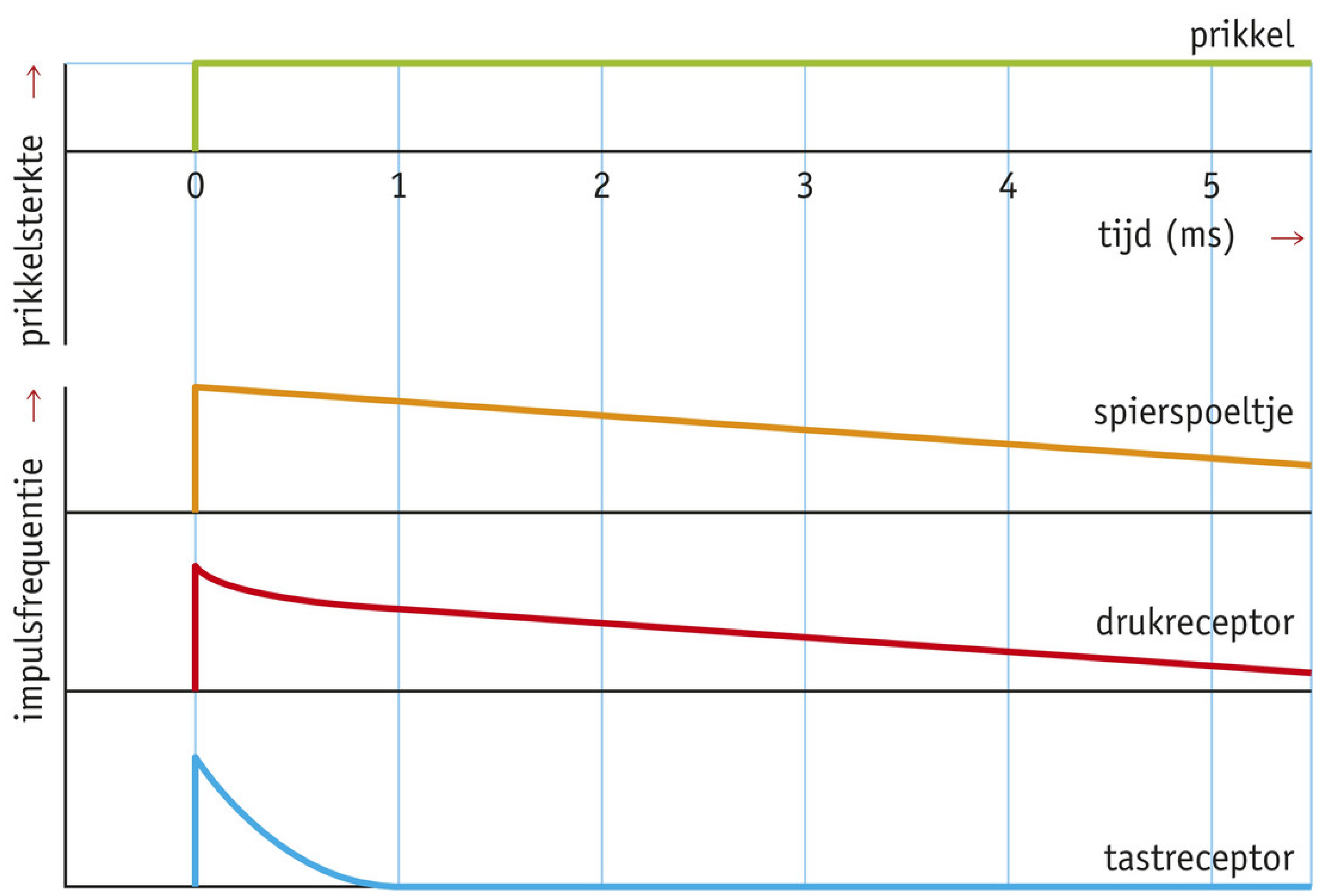
Afb. 4 Verband tussen de duur van een prikkel en de impulsfrequentie.

opdrachten

1 Maak een tabel met drie kolommen.
- Noteer in de eerste kolom de receptoren die in de tekst zijn genoemd en in afbeelding 1 zijn afgebeeld.
- Noteer in de tweede kolom achter elke receptor de ligging in het lichaam.
- Noteer in de derde kolom de bijbehorende adequate prikkel.

2 In afbeelding 3 zie je twee diagrammen. Hierin wordt de impulsfrequentie weergegeven in een sensorisch neuron dat is verbonden met een smaakreceptor. Een halve liter cola bevat 13,5 klontjes suiker. Een halve liter tomatenketchup bevat 5 klontjes suiker. De smaakreceptor wordt geprikkeld door suiker in tomatenketchup.
Welk diagram geeft de impulsfrequentie in een sensorisch neuron weer? Leg je antwoord uit.

3 In afbeelding 4 is in een diagram de tijdsduur weergegeven van een prikkel die aan drie zintuigen is toegediend. Daaronder is de impulsfrequentie weergegeven in de sensorische neuronen die zijn aangesloten op deze zintuigen.
Welk zintuig heeft de hoogste adaptatiesnelheid en welk de laagste? Leg je antwoord uit.



4 De chilipeperplant maakt in het vruchtvlees van de pepers de stof capsaïcine aan. Een gerecht met chilipepers smaakt voor mensen ‘heet’. Dit komt doordat bepaalde warmtereceptoren die reageren op temperaturen van 42 °C of hoger, ook reageren op capsaïcine. Sommige vogels eten de pepers zonder last te hebben van de capsaïcine.

a Wat kan een verklaring zijn dat sommige vogels geen last hebben van de capsaïcine in de vruchten?

b Door de aanwezigheid van capsaïcine worden de vruchten minder vaak door planteneters aangevreten. De vogels die de zaden eten, verteren deze niet. Wat is de functie van de capsaïcine voor de chilipeperplant?

5 Bij honden hebben de reukzintuigen een lagere prikkeldrempel voor geuren dan bij mensen.
Wat is het voordeel van de lagere prikkeldrempel voor de honden?

6 Je duikt in een zwembad met koud water. Na een tijdje voel je niet meer dat het water koud is.

a Leg uit hoe dat komt. Gebruik in je uitleg de volgende woorden: *adaptatie – prikkeldrempel – impulsfrequentie – gevoeligheid*.

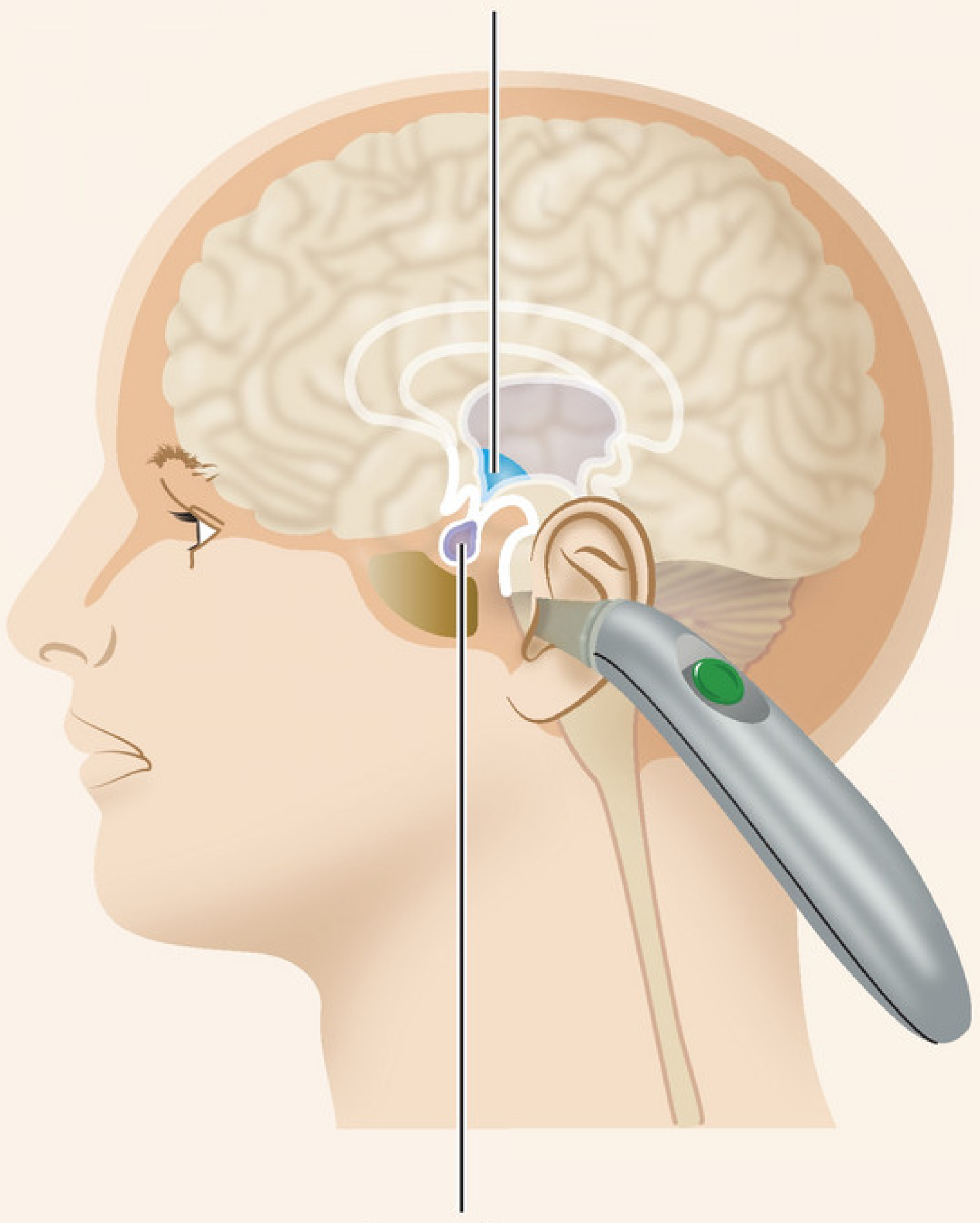
b Welke functies heeft adaptatie voor het functioneren van het zintuig en voor het organisme?

7 Mensen gebruiken zintuigen niet alleen om te overleven, maar ook om te genieten.
Van welke prikkels afkomstig uit het externe milieu (cultuur en natuur) kun jij genieten? Noem twee prikkels.

CONTEXT Leefwereld

Het zit tussen je oren

▼ **Afb. 5** Ligging van de hypothalamus.



We krijgen het mee van onze voorouders en we hoeven er niet bij na te denken: een normwaarde van rond de 37 °C. Een apart zintuig houdt als een thermostaat je lichaamstemperatuur in de gaten en stuurt zo nodig bij.
Het trommelvlies en de hypothalamus (zie afbeelding 5) ontvangen bloed uit hetzelfde bloedvat. De infraroodsensor van een oorthermometer meet vrijwel dezelfde temperatuur als de temperatuurreceptoren bij de hypothalamus, de thermostaat van ons lichaam. Als de temperatuur te veel van de normwaarde afwijkt, herstelt de hypothalamus de kerntemperatuur via het autonome zenuwstelsel. De warmteproductie en warmteafgifte worden beïnvloed door variatie van de stofwisselingsactiviteit en de bloedtoevoer naar de huid. Zweten, bibberen en kippenvel hebben we te danken aan de thermostaat tussen onze oren.

opdrachten

8 De temperatuurzintuigen van de hypothalamus ontvangen informatie over de interne lichaamstemperatuur.

a Welke receptoren verschaffen het centrale zenuwstelsel informatie over de externe lichaamstemperatuur?

b Hoe reageren de temperatuurreceptoren van de hypothalamus op een stijging van de lichaamstemperatuur?

c De temperatuur van het bloed is een goede graadmeter voor de lichaamstemperatuur. Leg dit uit.

d Als je direct na het sporten gaat zitten, koel je snel en soms te veel af. De hypothalamus zal de schildklier en het bijniermerg stimuleren via het autonome zenuwstelsel en zo afkoeling van het lichaam tegengaan. Hoe kun je dit verklaren?

e Bij een te lage lichaamstemperatuur kun je bewust reageren. Geef een voorbeeld.

9 Kippenvel ontstaat doordat haarwortelspiertjes zich aanspannen. Daardoor gaan de haartjes rechtop staan.

a Bestaan de haarwortelspiertjes uit glad of dwarsgestreept spierweefsel?

b Kippenvel kun je bij de mens een rudimentair verschijnsel noemen. Leg dit uit.

10 In een hete, vochtige sauna bestaat eerder risico op oververhitting dan in een hete, droge saunaruimte. Verklaar dit.

Leerdoelen

- Je kunt de delen van een oog beschrijven en hun functie toelichten.
- Je kunt de beeldvorming door ooglenzen beschrijven en de pupilreflex toelichten.
- Je kunt de bouw en werking van het netvlies beschrijven en toelichten hoe je diepte kunt zien.

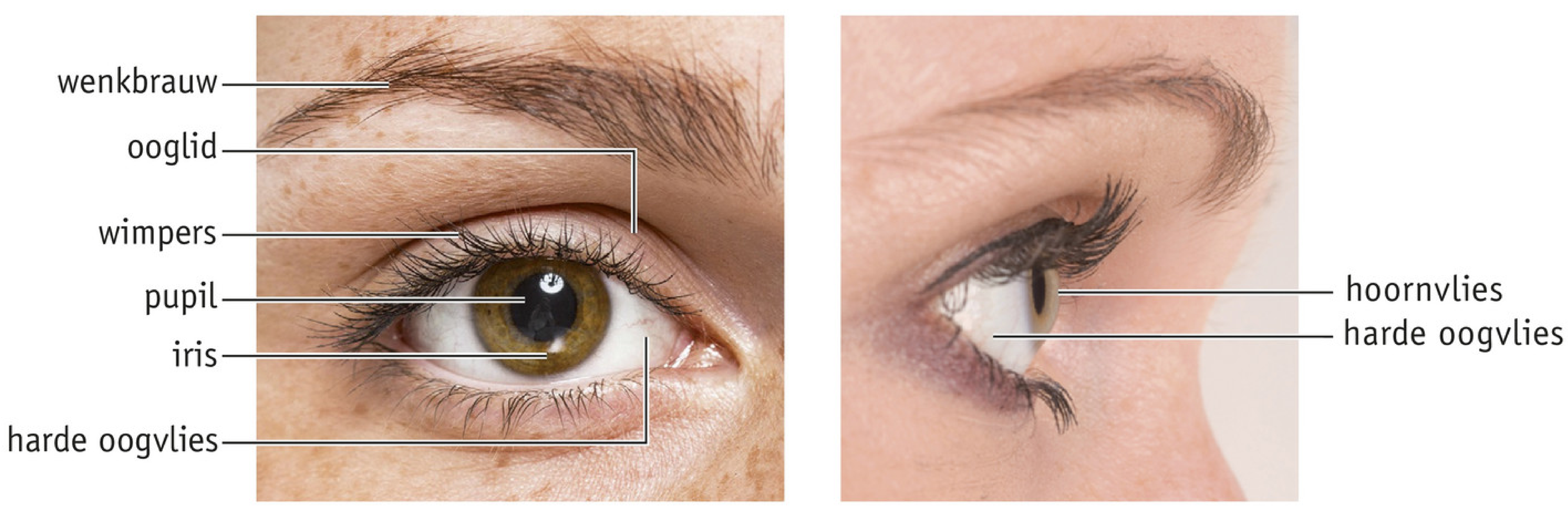
2 Het oog

Elk oog bevat maar liefst 125 miljoen zintuigcellen en een verstelbare lens. Deze uitrusting is de basis voor de vorming van een scherp (kleuren)beeld op verschillende afstanden. Twee miljoen neuronen verbinden de zintuigcellen met de gezichtscentra in de hersenen zodat je een driedimensionaal beeld kunt zien.

DE BOUW VAN DE OGEN

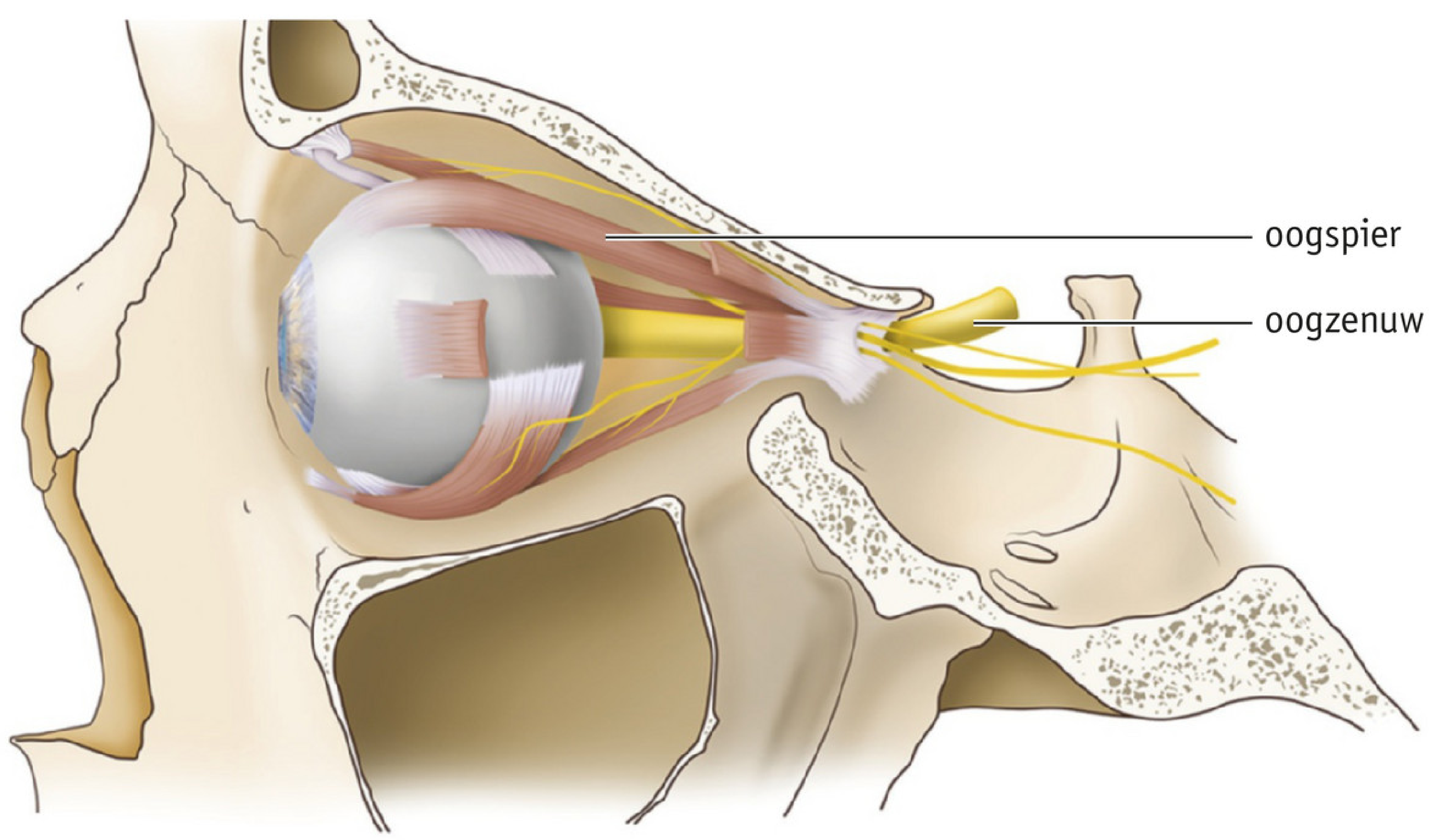
Het witte gedeelte van een oog heet het **harde oogvlies** (zie afbeelding 6.1). Dit is een stevig vlies dat het binnenste van een oog bescherming geeft. Aan de voorzijde gaat het harde oogvlies over in het **hoornvlies** (zie afbeelding 6.2). Dit is doorzichtig, zodat licht het oog kan binnenvallen. Het gekleurde gedeelte van een oog heet **iris** of **regenboogvlies**. De kleur van de iris wordt veroorzaakt door **pigmenten**. In de iris zit een opening: de **pupil**. De iris regelt de hoeveelheid licht die via de pupil het oog binnenvalt door de pupil groter of kleiner te maken.
Onder de huid boven de ogen liggen traanklieren. Deze produceren traanvocht dat door de oogleden over het oog wordt verspreid. Het traanvocht beschermt de ogen tegen uitdroging. Ook reinigt het de ogen door kleine stofjes of prikkelende stoffen weg te spoelen. In de ooghoeken zitten twee kleine openingen. Hierdoor komt het traanvocht terecht in de traanbuizen en wordt het afgevoerd naar de neusholte.
In beide oogkassen zijn verschillende oogspieren aan het harde oogvlies bevestigd (zie afbeelding 7). De oogspieren draaien de ogen in de gewenste richting.

▶ **Afb. 6** Een oog en een gedeelte van het gezicht.



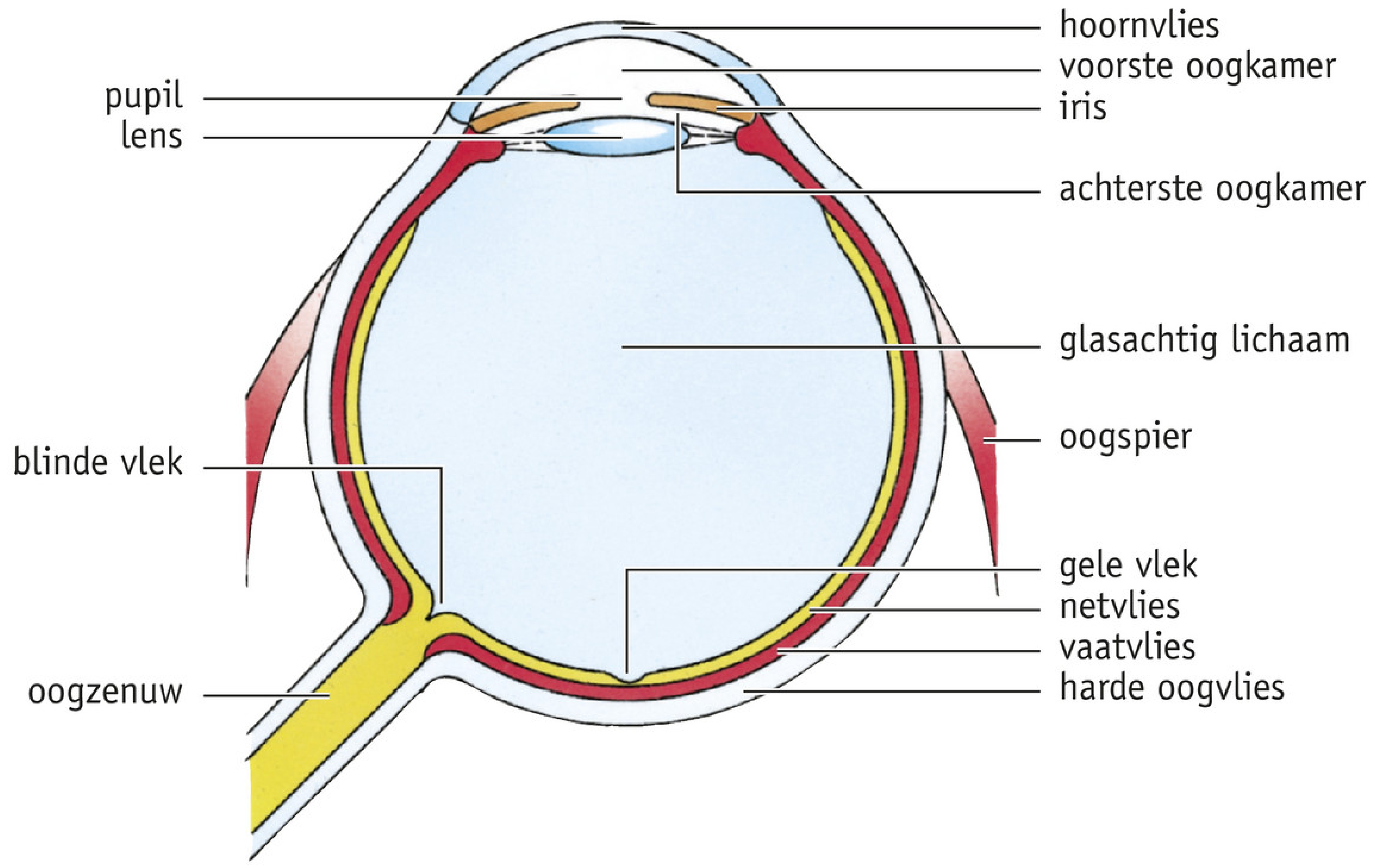
1 vooraanzicht
2 zijaanzicht

▶ **Afb. 7** De oogspieren (schematisch).



Een oog is voor het grootste deel gevuld met een geleiachtige massa: het **glasachtig lichaam** (zie afbeelding 8). De wand van een oog bestaat uit drie lagen. Onder het harde oogvlies bevindt zich het **vaatvlies**. Deze laag bevat veel bloedvaten en zorgt voor de voeding van een groot deel van het oog. Aan de voorkant van het oog gaat het vaatvlies over in de iris. Tussen het hoornvlies en de iris bevindt zich de **voorste oogkamer**. Tussen de iris en de ooglens ligt de **achterste oogkamer**. Beide kamers zijn gevuld met vocht. Achter de iris en de pupil bevindt zich de **ooglens**. Rondom de lens zit het **straalvormig lichaam**.
Het hoornvlies, het straalvormig lichaam en de ooglens zorgen ervoor dat op het netvlies een scherp beeld ontstaat van waar je naar kijkt. Lichtstralen die het oog binnenvallen, worden gebroken door het hoornvlies en de ooglens.
De binnenste laag van de wand van een oog is het **netvlies**. Het wordt door het glasachtig lichaam op zijn plaats gehouden. In het netvlies liggen de lichtreceptoren. Deze worden geprikkeld wanneer er licht op valt. In de lichtreceptoren ontstaan dan impulsen die via de oogzenuw naar de hersenen worden geleid. In het centrum van het netvlies ligt de **gele vlek**. Met de lichtreceptoren in de gele vlek kun je het scherpst zien. Een laag neuronen verbindt de lichtreceptoren met de oogzenuw. De plaats van het netvlies waar de oogzenuw het oog verlaat, is de **blinde vlek**. Deze plaats is ook de doorgang voor bloedvaten.

Afb. 8 Het oog (horizontale doorsnede, schematische tekening).



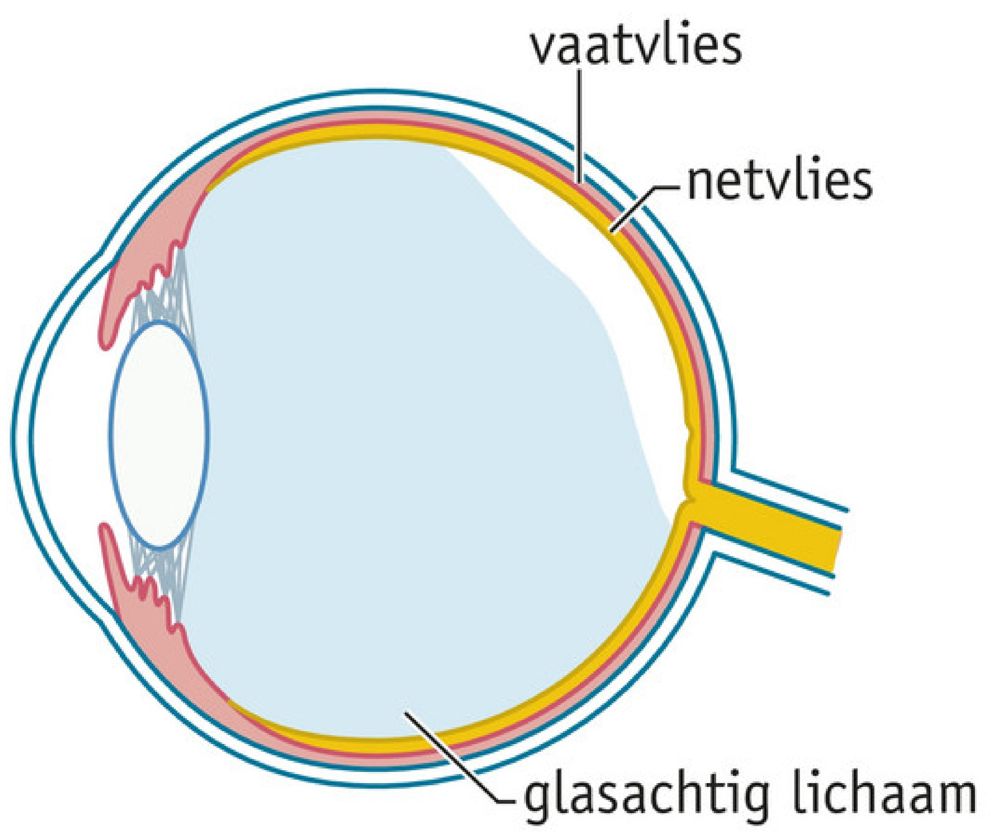
opdrachten

11 Waardoor gaat iemand die huilt ‘snotteren’?

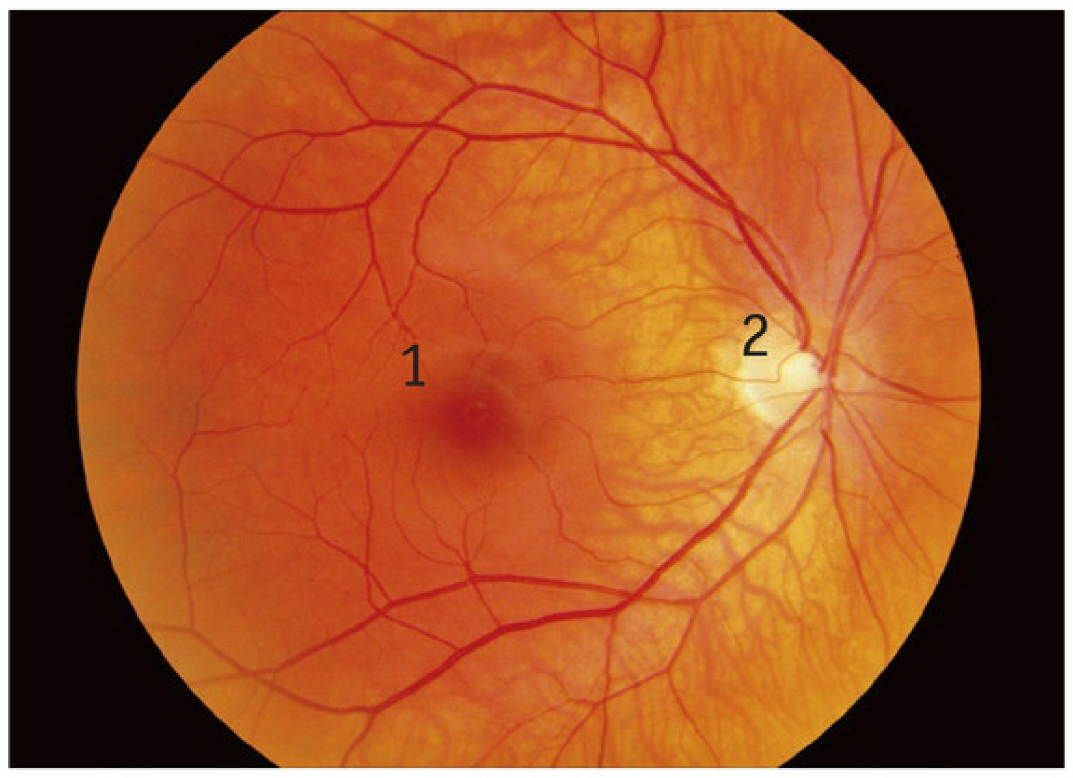
12 Het hoornvlies bevat veel zenuwuiteinden. Deze hebben geen myelineschede en zijn daardoor zeer gevoelig. Wanneer je de zenuwuiteinden prikkelt, treedt er een reflex op.

- **a** Welke reflex treedt dan op?
- **b** Wat zijn de effectoren bij deze reflex en wat is het nut van deze reflex?
- **c** Het hoornvlies bestaat uit dekweefselcellen. Het is geheel doorzichtig en bevat geen bloedvaten.
 Hoe wordt het hoornvlies langs de buitenkant voorzien van zuurstof? En langs de binnenkant?

Afb. 9 Het glasachtig lichaam achter in het oog laat los.



Afb. 10 De binnenkant van het oog.



13 Een albino kan door een erfelijke afwijking geen pigment maken. Hierdoor heeft een albino een witte huid en witte haren en de ogen hebben een rode iris.

a Waardoor is de iris van een albino rood?

b Het glasachtig lichaam zit aan het netvlies vast. Bij oudere mensen kan het glasachtig lichaam krimpen en aan de achterkant in het oog loslaten (zie afbeelding 9). Je ziet daardoor een wazige of zwarte vlek in het beeld. Wat kan hiervoor een verklaring zijn?

14 Afbeelding 10 is het beeld dat een oogarts ziet als hij door de pupil in het oog kijkt.

a Door welke delen van het oog kijkt de oogarts achtereenvolgens?

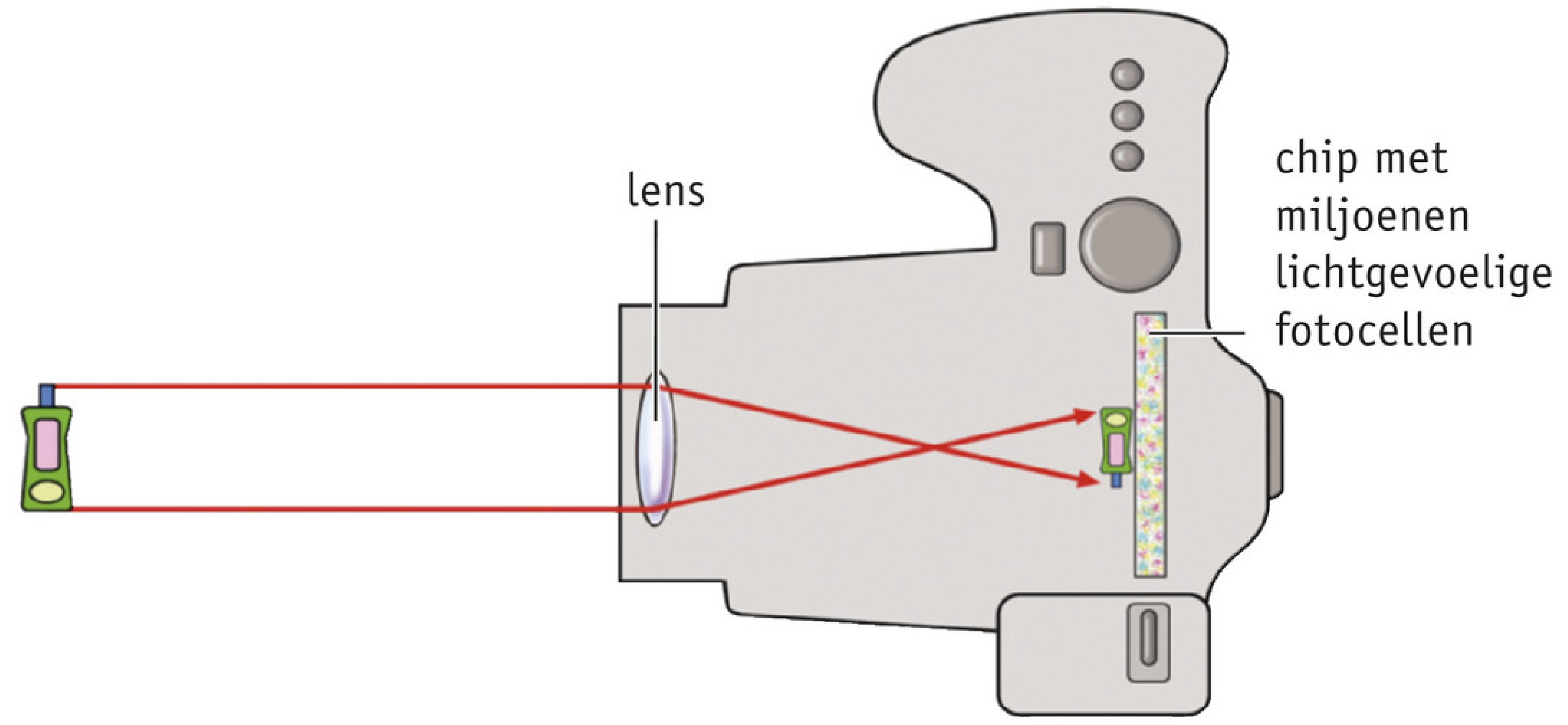
b Welk deel van het oog ziet de oogarts als hij door de pupil kijkt?

c De oogarts ziet onder andere twee vlekken. Welk nummer in de afbeelding geeft de gele vlek aan en welk nummer de blinde vlek? Leg je antwoord uit.

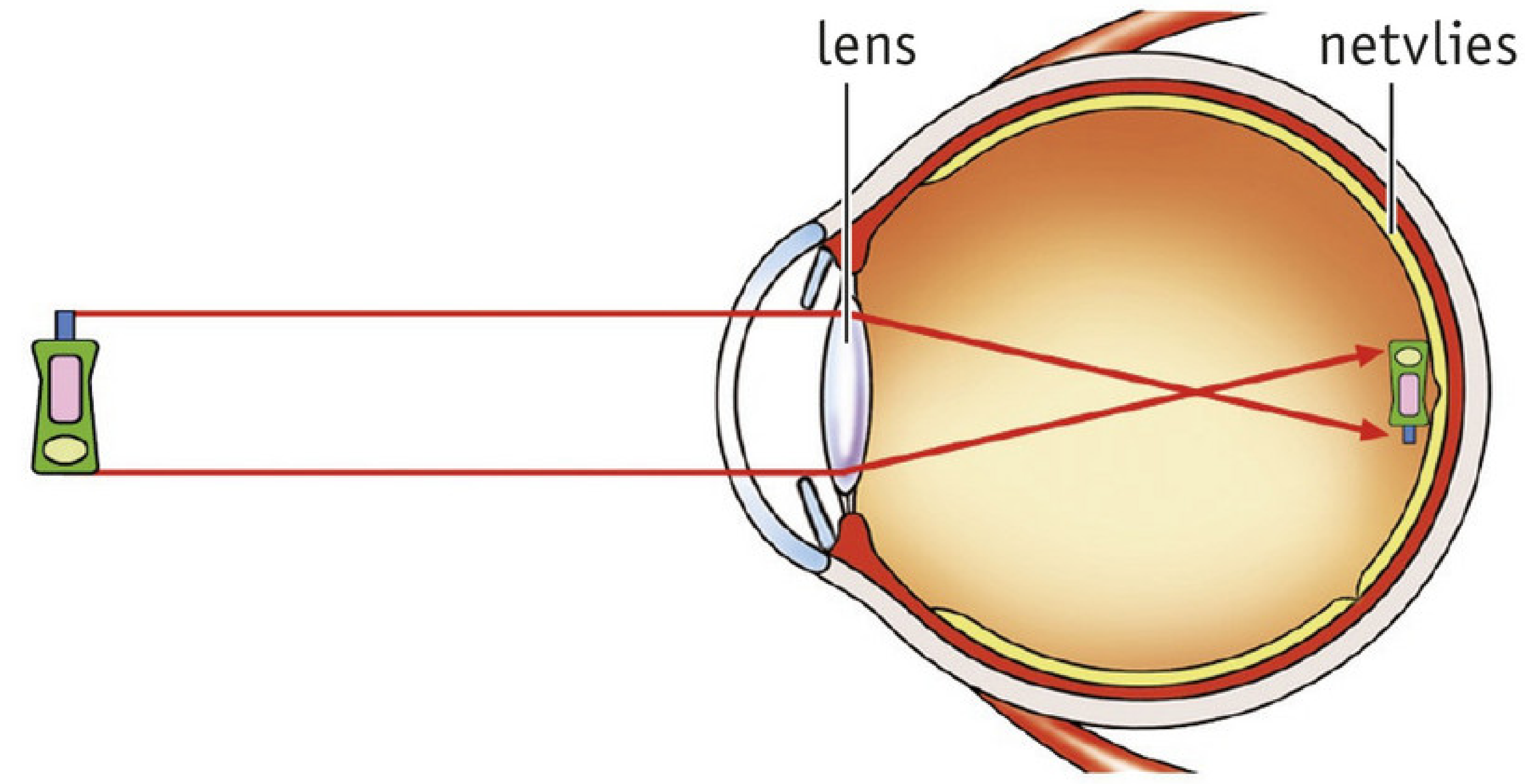
BEELDVORMING

Als je ergens naar kijkt, valt het beeld op het netvlies. Dit beeld is, net als in een camera, omgekeerd en verkleind (zie afbeelding 11). In de lichtreceptoren in het netvlies ontstaan impulsen die door sensorische neuronen naar de gezichtscentra in de grote hersenen worden geleid. Deze verwerken de impulsen zo, dat je het beeld rechtopstaand en op de ware grootte waarneemt.

Afb. 11 Beeldvorming door lenzen (schematisch).



1 in een fotocamera



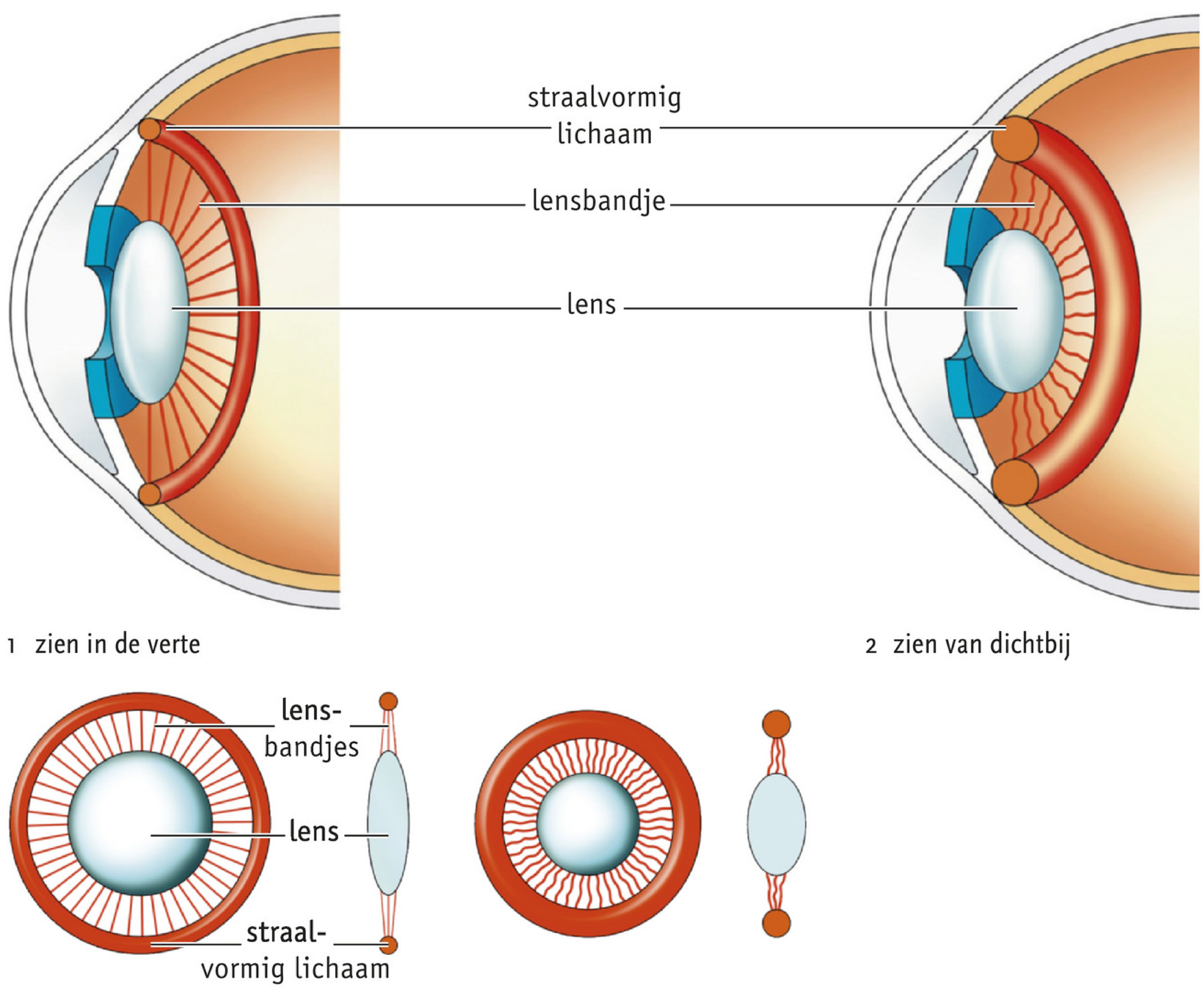
2 in een oog

ACCOMMODEREN

Het ene moment zie je iets van dichtbij scherp en het andere moment iets van veraf. In beide gevallen wordt op het netvlies een scherp beeld gevormd. Je kunt niet tegelijkertijd iets van veraf en iets van dichtbij scherp zien. Bij veel soorten vissen en bij inktvissen ontstaat een scherp beeld op het netvlies, doordat de lens door spieren naar voren of naar achteren wordt bewogen. Dat lijkt op het scherpstellen zoals bij een camera. De ooglens kan bij deze dieren niet van vorm veranderen.
Bij mensen kan de afstand tussen de ooglens en het netvlies niet veranderen. Om scherpe beelden te krijgen van voorwerpen op verschillende afstanden, verandert de vorm van de ooglens.

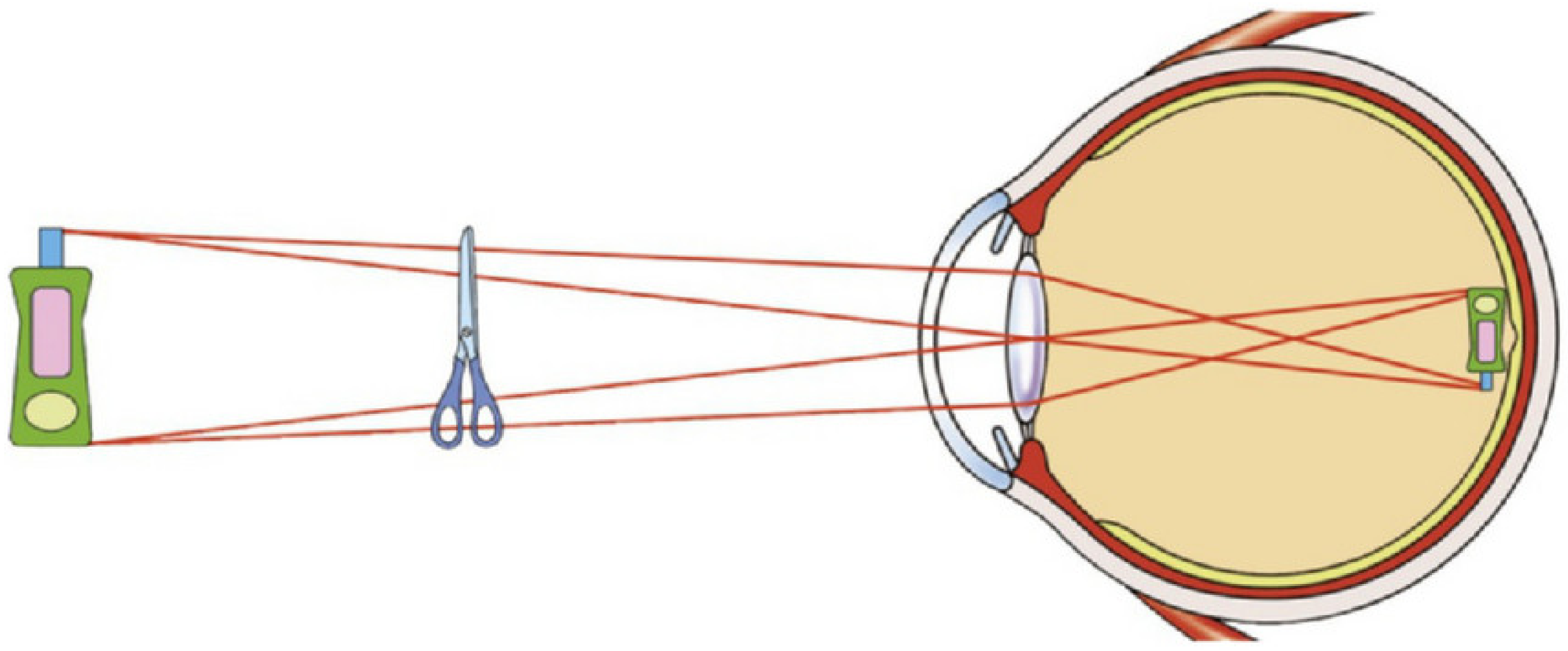
Een ooglens hangt met lensbandjes in het straalvormig lichaam (zie afbeelding 12). In het straalvormig lichaam liggen kringspieren. Als je kijkt naar een voorwerp in de verte (op meer dan vijf meter afstand), zijn de kringspieren in de straalvormige lichamen ontspannen. Je ogen zijn in rusttoestand. Door de druk van de glasachtige lichamen wordt de doorsnede van de straalvormige lichamen groot. Daardoor worden de lensbandjes strak gespannen, waardoor ze aan de ooglenzen trekken. De ooglenzen worden hierdoor platter. Het beeld van het voorwerp op het netvlies is scherp (zie afbeelding 12.1).
Als je vervolgens naar een voorwerp dichtbij kijkt (op minder dan vijf meter afstand), ontstaat er een onscherp beeld op je netvlies. De kringspieren in de straalvormige lichamen trekken zich samen. Hierdoor wordt de doorsnede van de straalvormige lichamen kleiner. Het gevolg is dat de lensbandjes minder strak worden gespannen, waardoor ze minder aan de ooglenzen trekken. De ooglenzen kunnen hierdoor boller worden (zie afbeelding 12.2).

▶ **Afb. 12** De ooglens en de bevestiging van de ooglens (schematisch).

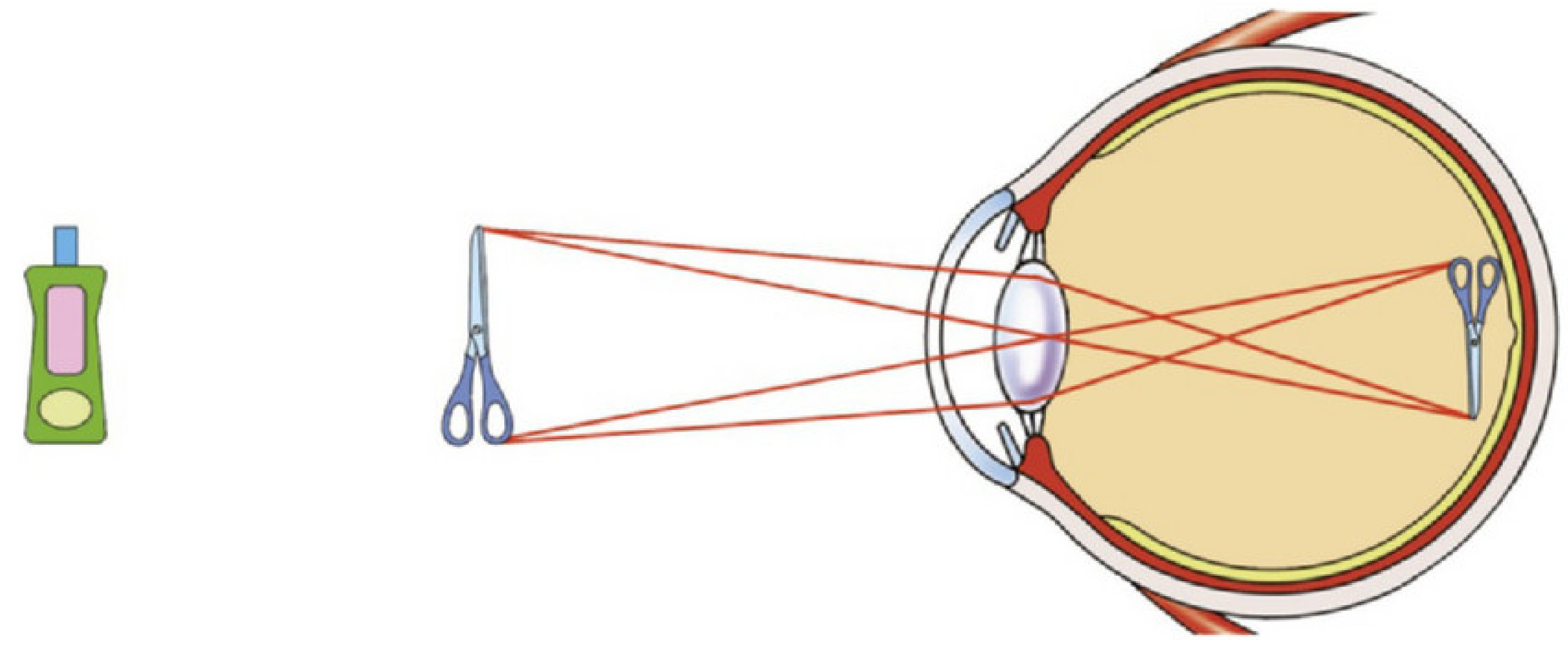


Het boller en platter worden van de lens heet **accommoderen**. Door accommoderen ontstaat, zowel bij het zien van dichtbij als in de verte, een scherp beeld op het netvlies (zie afbeelding 13). Als reactie op een onscherp beeld op het netvlies verandert door de accommodatiereflex de spanning in de kringspieren. Je noemt de kringspieren in de straalvormige lichamen daarom ook wel **accommodatiespieren**.

▼ **Afb. 13** Accommoderen van de ooglens.



1 De ooglens is minder bol bij het zien in de verte.



2 De ooglens is boller bij het zien van dichtbij.

opdrachten

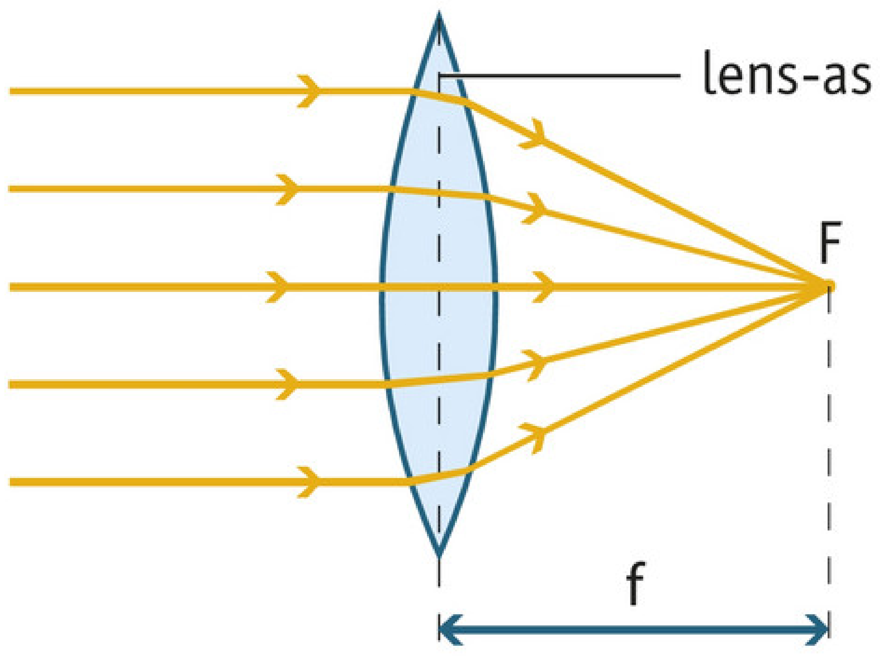
15 Dion kijkt naar een voorwerp dat zich op 8 m afstand van zijn ogen bevindt en daarna naar een voorwerp dat zich op 1 m van zijn ogen bevindt. Hierdoor verandert de vorm van zijn ooglenzen.

- **a** Waar in het oog bevinden zich de receptoren van de accommodatiereflex?
- **b** Waar bevinden zich de effectoren van de accommodatiereflex?
- **c** Neemt bij Dion de spanning in de lensbandjes af of toe? Leg je antwoord uit.
- **d** Waar bevinden zich de conductoren van de reflexboog van de accommodatiereflex?
- **e** De kringspieren die zorgen voor accommodatie van de ooglens, hebben geen antagonisten.
 Welk deel van een oog oefent een tegenovergestelde werking uit ten opzichte van de accommodatiespieren? Leg je antwoord uit.

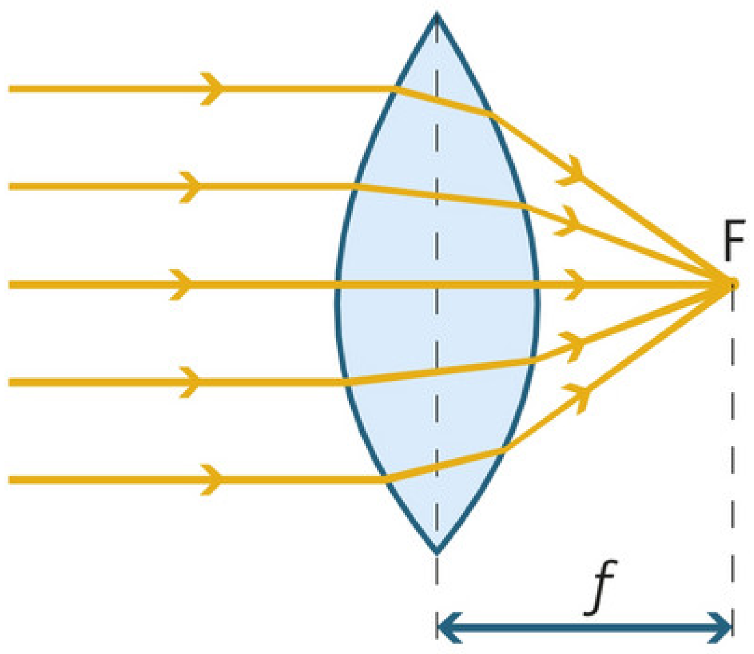
16 Koen houdt met gestrekte arm een potlood voor zich.

- **a** Zal hij het potlood scherp waarnemen als de accommodatiespieren in zijn ogen ontspannen zijn?
- **b** Wanneer Koen lang naar een computerscherm kijkt, krijgt hij last van vermoeide, brandende ogen. Leg uit hoe dat komt.

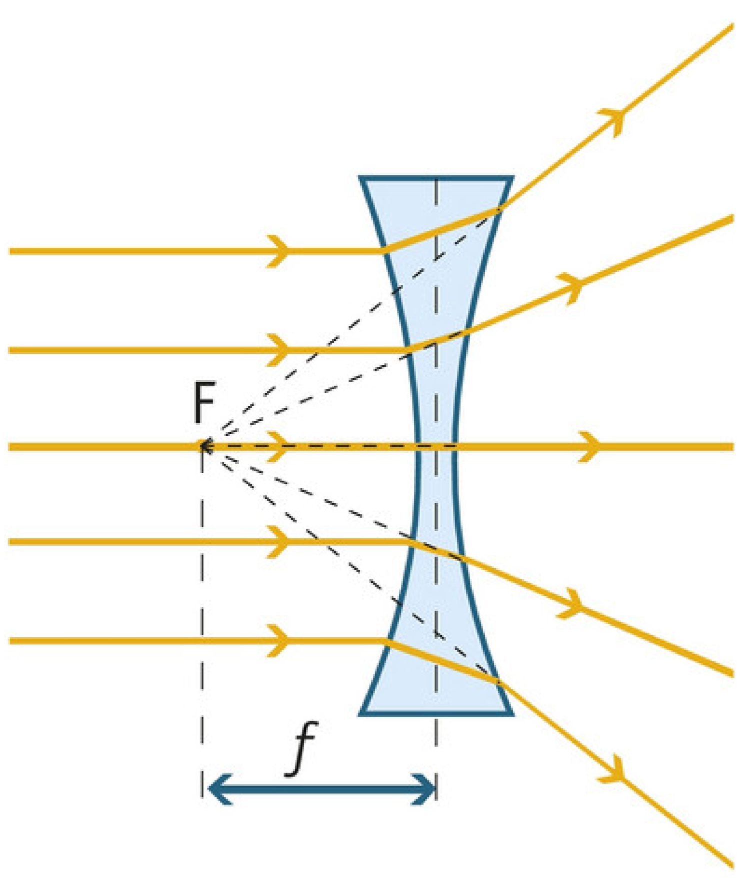
▼ **Afb. 14** Lichtbreking door lenzen.



1 door een bolle (positieve lens)



2 door een nog bollere lens



3 door een holle (negatieve) lens

LICHTBREKING DOOR POSITIEVE EN NEGATIEVE LENZEN

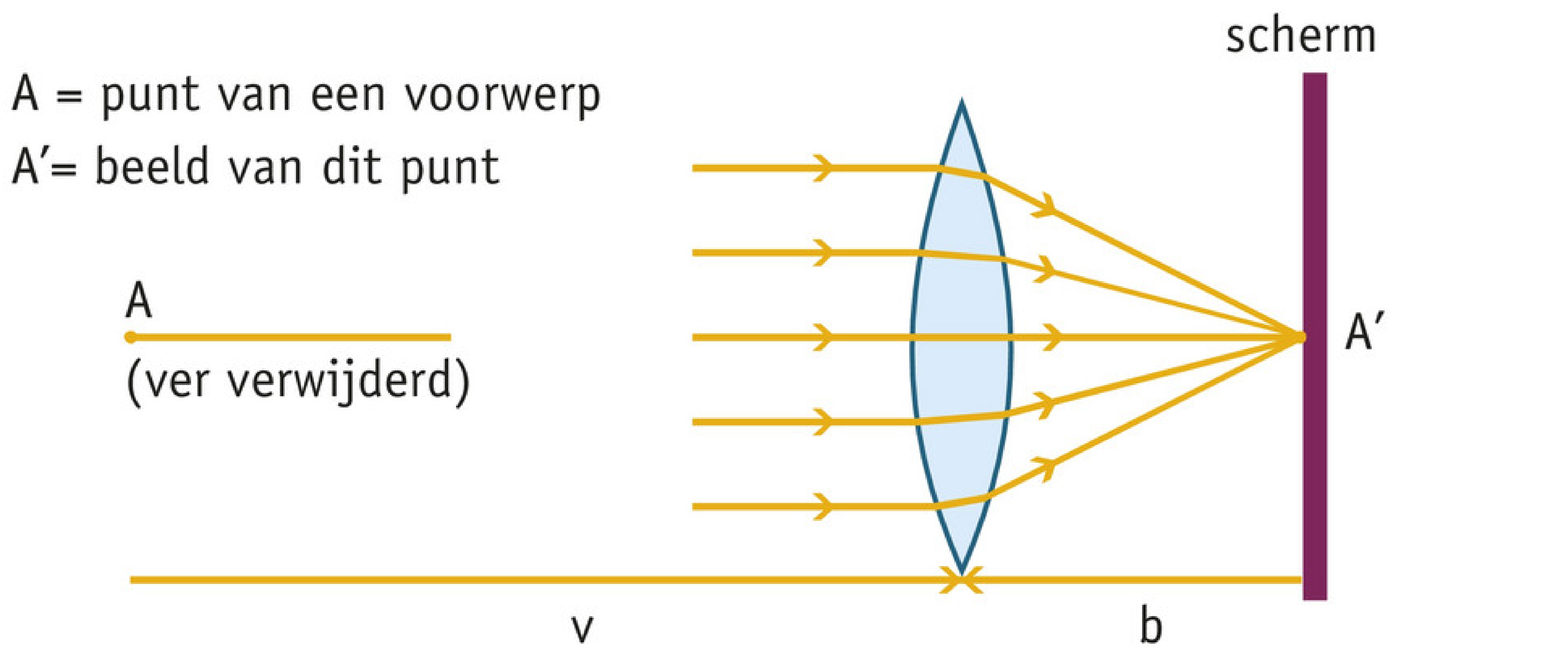
Lichtstralen worden in een andere richting gebogen (gebroken) op plaatsen waar ze overgaan van het ene medium naar het andere (gas, vloeibaar of vast). Je kunt twee soorten lenzen onderscheiden.

Bolle of **positieve lenzen** zijn in het midden dikker dan aan de randen en buigen lichtstralen naar elkaar toe (zie afbeelding 14.1). Dit heet **convergeren**. Lichtstralen die evenwijdig aan elkaar op een bolle lens vallen, komen achter de lens bij elkaar in het **brandpunt** (F). Hoe boller de lens, hoe kleiner de **brandpuntsafstand** (*f*). Dit is de afstand gemeten tussen de as van de lens en brandpunt F (zie afbeelding 14.2).

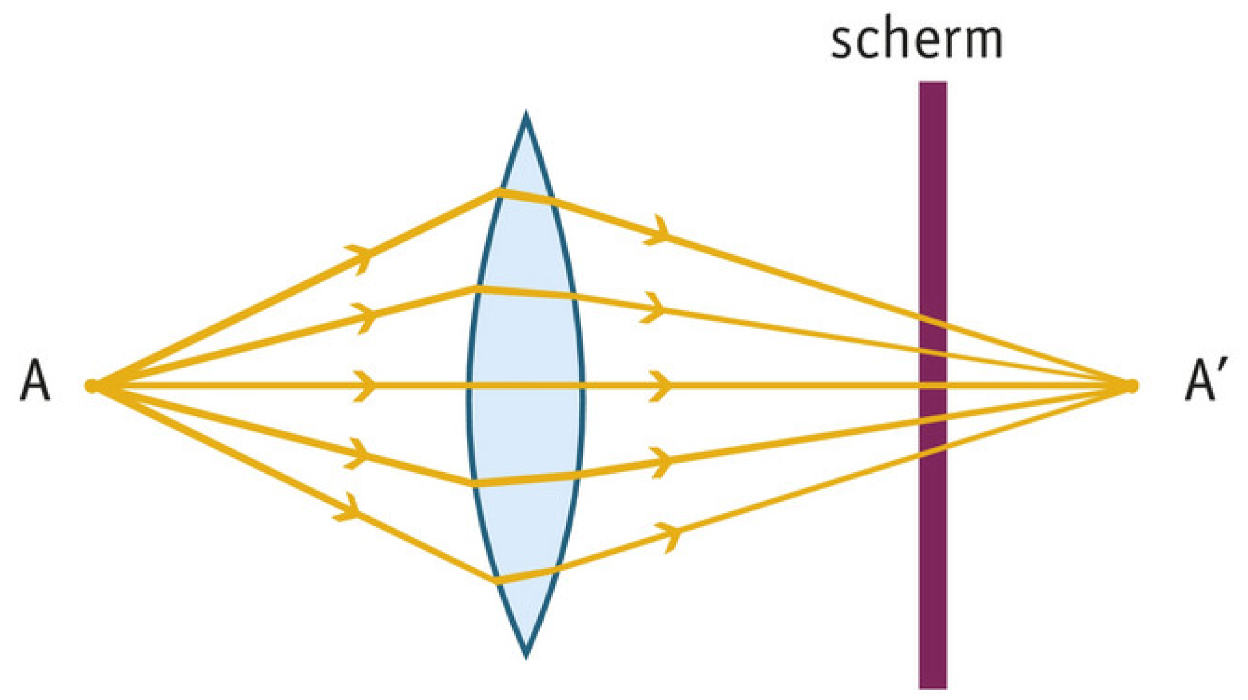
Holle of **negatieve lenzen** zijn in het midden dunner dan aan de randen en spreiden (**divergeren**) lichtstralen (zie afbeelding 14.3). De lichtstralen die de lens verlaten, lijken uit één punt afkomstig te zijn. Het brandpunt ligt bij holle lenzen vóór de lens. De brandpuntsafstand heeft dan een negatieve waarde.

In afbeelding 15.1 zijn vijf evenwijdige lichtstralen getekend, afkomstig van één punt van een voorwerp A op grote afstand van de lens. De afstand vanaf het voorwerp tot aan de lens-as heet de **voorwerpsafstand** (v). Om een scherp beeld van dit punt te krijgen, moeten deze lichtstralen weer in één punt, beeldpunt A′, bij elkaar komen. Ook van elk ander punt van het voorwerp moeten de lichtstralen weer in één punt samenkomen. Al deze punten samen leveren een beeld op van het voorwerp. Als je op de brandpuntsafstand achter een bolle lens een scherm plaatst, kun je dit beeld zichtbaar maken.
Lichtstralen die afkomstig zijn van een punt A dichterbij, vallen divergerend op de lens (zie afbeelding 15.2). De lichtstralen worden door de bolle lens minder sterk gebroken. De plaats waar deze stralen bij elkaar komen, valt daardoor achter het scherm. Op het scherm ontstaat zo een onscherp beeld. Om het beeld scherp te krijgen, kun je de afstand tussen de lens en het scherm (**beeldafstand** b) vergroten of de lens vervangen door een bollere lens (zie afbeelding 15.3).

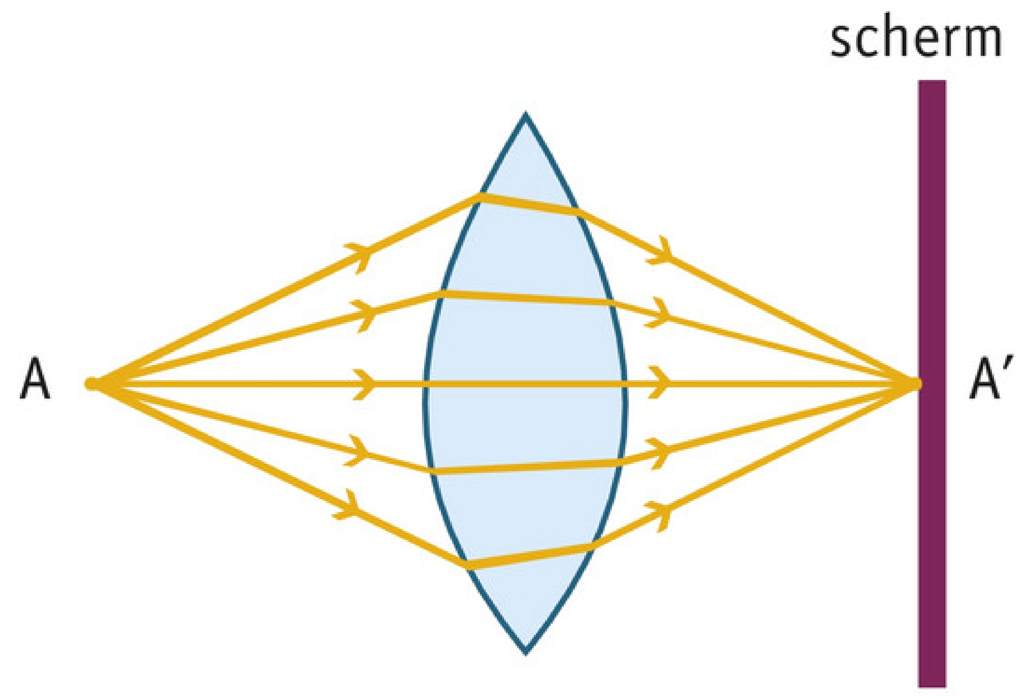
▶ **Afb. 15** Lichtbreking door een bolle lens.



1 Een voorwerp veraf geeft een scherp beeld.



2 Een voorwerp dichtbij geeft een onscherp beeld.



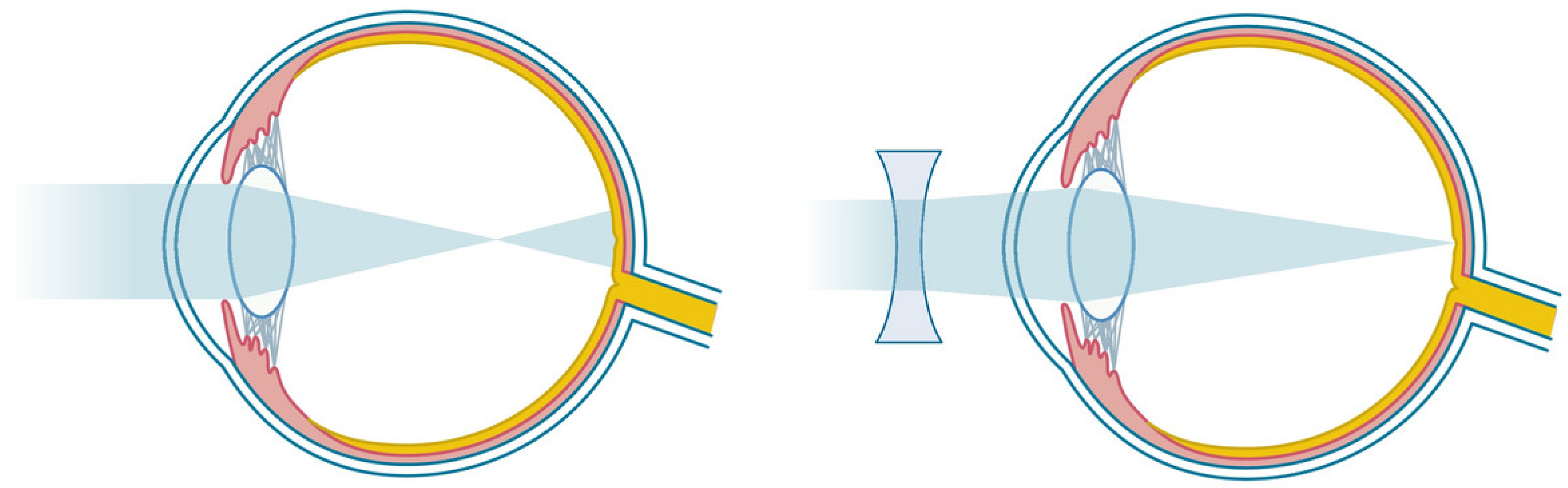
3 Een voorwerp dichtbij geeft een scherp beeld wanneer een bollere lens wordt gebruikt.

Ooglenzen zijn altijd bol. Lichtstralen buigen door de bolle vorm van het hoornvlies en de ooglens naar elkaar toe. Dit gebeurt vooral door het hoornvlies. Door accommodatie varieert de brandpuntsafstand van ooglenzen en ontstaat een scherp beeld. Beenvissen en amfibieën kunnen de beeldafstand wijzigen om een scherp beeld te krijgen. Beenvissen kunnen hun ooglenzen door spieren in de richting van het netvlies trekken, waardoor de beeldafstand kleiner wordt. Amfibieën kunnen hun lenzen naar de voorkant van de ogen trekken.

OOGAFWIJKINGEN

Bij mensen die **bijziend** zijn, is de oogbol te lang of worden de lichtstralen door het hoornvlies en/of de lens te sterk afgebogen (zie afbeelding 16.1). Je ziet dan voorwerpen van veraf niet scherp, maar voorwerpen van dichtbij wel. Bijziendheid kun je corrigeren met holle (negatieve) lenzen (zie afbeelding 16.2).
Bij mensen die **verziend** zijn, is de oogbol te kort of worden de lichtstralen door het hoornvlies en/of de lens niet voldoende afgebogen (zie afbeelding 17.1). Je ziet dan voorwerpen van dichtbij niet scherp, maar voorwerpen van veraf wel. Verziendheid kun je corrigeren met bolle (positieve) lenzen (zie afbeelding 17.2).

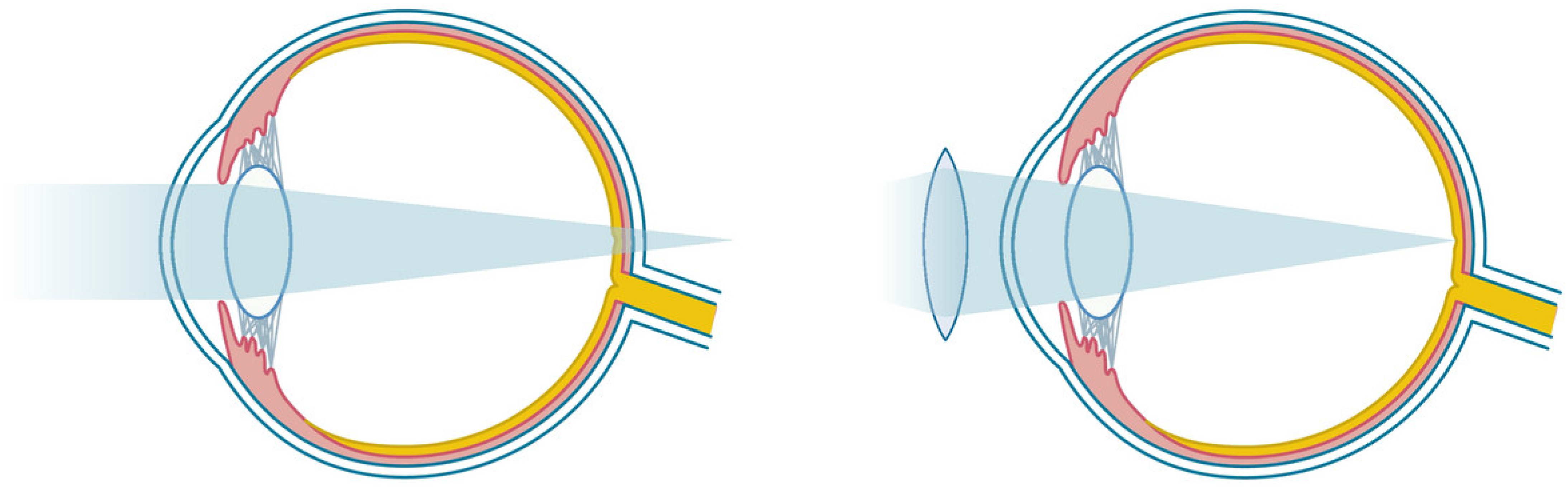
▶ **Afb. 16** Lichtbreking en correctie in een bijziend oog.



1 lichtbreking in een bijziend oog

2 correctie door een negatieve lens

▶ **Afb. 17** Lichtbreking en correctie bij een verziend oog.



1 lichtbreking in een verziend oog

2 correctie door een positieve lens

opdrachten

17 a Welk verband bestaat er tussen de voorwerpsafstand en de beeldafstand bij een bolle lens (met een vast brandpunt)?

b In een fotocamera met verwisselbare lenzen wordt een bolle lens vervangen door een lens die minder bol is. Met beide lenzen kun je scherpe foto's maken van objecten op grote afstand.
Welke van beide lenzen bevindt zich het dichtst bij de chip met lichtgevoelige fotocellen? Leg je antwoord uit.

18 a Gewone zoet- en zoutwatervissen met een beenskelet zijn beenvissen. Ze kunnen hun lenzen door spieren in de richting van het netvlies trekken. Trekken deze spieren zich samen naarmate een voorwerp dichterbij komt of naarmate het verderaf gaat? Leg je antwoord uit.

b Trekken de spieren van amfibieën zich samen naarmate een voorwerp dichterbij komt of naarmate het verderaf gaat? Leg je antwoord uit.

c Bij welke van deze twee diergroepen zijn de ogen in rust ingesteld op het waarnemen van voorwerpen dichtbij? Leg je antwoord uit.

d Beenvissen kunnen met de ogen in rust van dichtbij goed zien.
Leg uit dat dit functioneel is voor deze dieren.

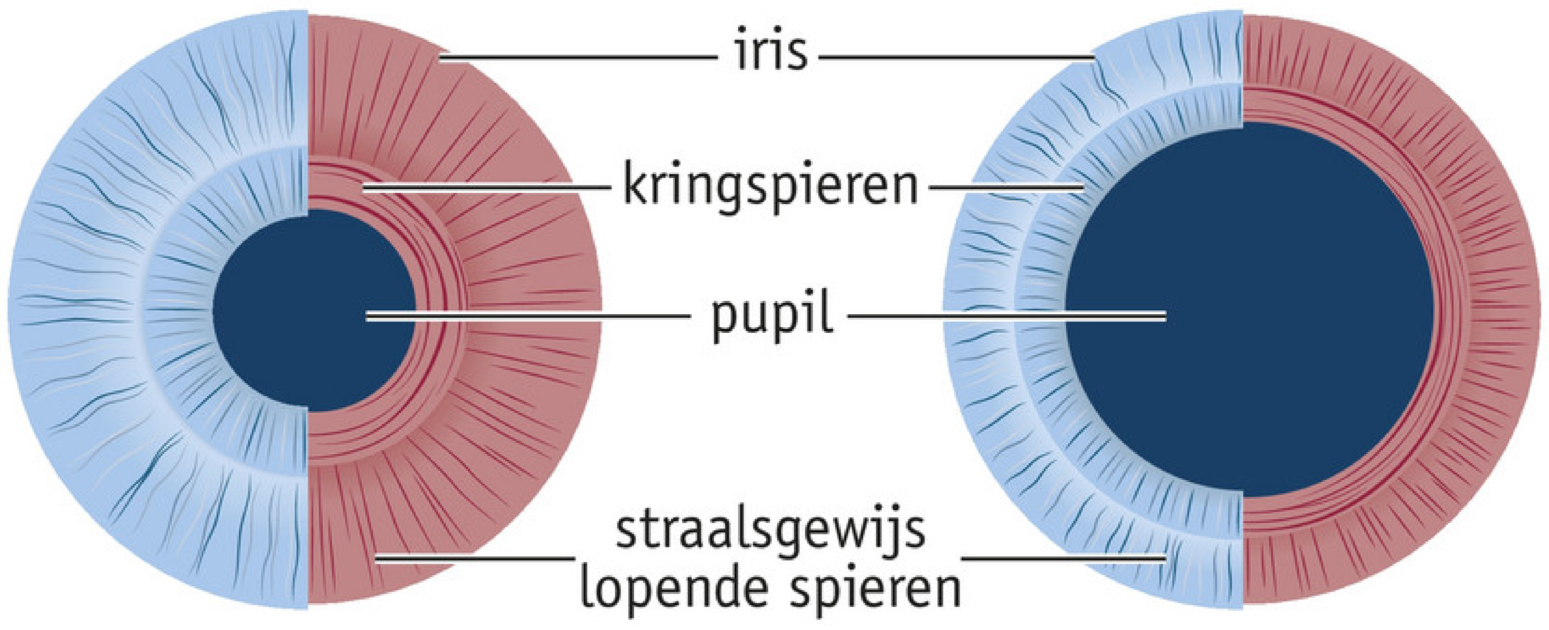
19 Bij sommige mensen zijn de hoornvliezen te bol.
- **a** Veroorzaakt deze afwijking bijziendheid of verziendheid?
- **b** Bij bijziendheid worden de lichtstralen te veel gebroken, waardoor het beeld voor het netvlies wordt 'gevormd'. Het is dan geen probleem om voorwerpen dichtbij scherp te zien. Leg dit uit.
- **c** Bij verziendheid is het een probleem om voorwerpen van dichtbij scherp te zien. Leg dit uit.

DE PUPILREFLEX

De intensiteit van het licht dat je ogen binnenvalt, is niet altijd gelijk. Een te hoge lichtintensiteit kan de lichtreceptoren in het netvlies beschadigen. Je wimpers vormen een eerste bescherming tegen te fel licht, maar de **pupilreflex** is de belangrijkste bescherming. Deze regelt de hoeveelheid licht die op het netvlies valt.
In de iris bevinden zich kringspieren en **straalsgewijs lopende spieren** (zie afbeelding 18). Samen bepalen zij de pupilgrootte. Als de kringspieren zich samentrekken, wordt de pupil kleiner. Als de straalsgewijs lopende spieren zich samentrekken, wordt de pupil groter. Het groter of kleiner worden van de pupil heeft geen invloed op het oppervlak van het netvlies dat wordt geprikkeld.

▸▸ PRACTICUMOPDRACHT 1

▶ **Afb. 18** De pupilreflex.



opdrachten

20 Via welk deel van het centrale zenuwstelsel verloopt de reflexboog van de pupilreflex?

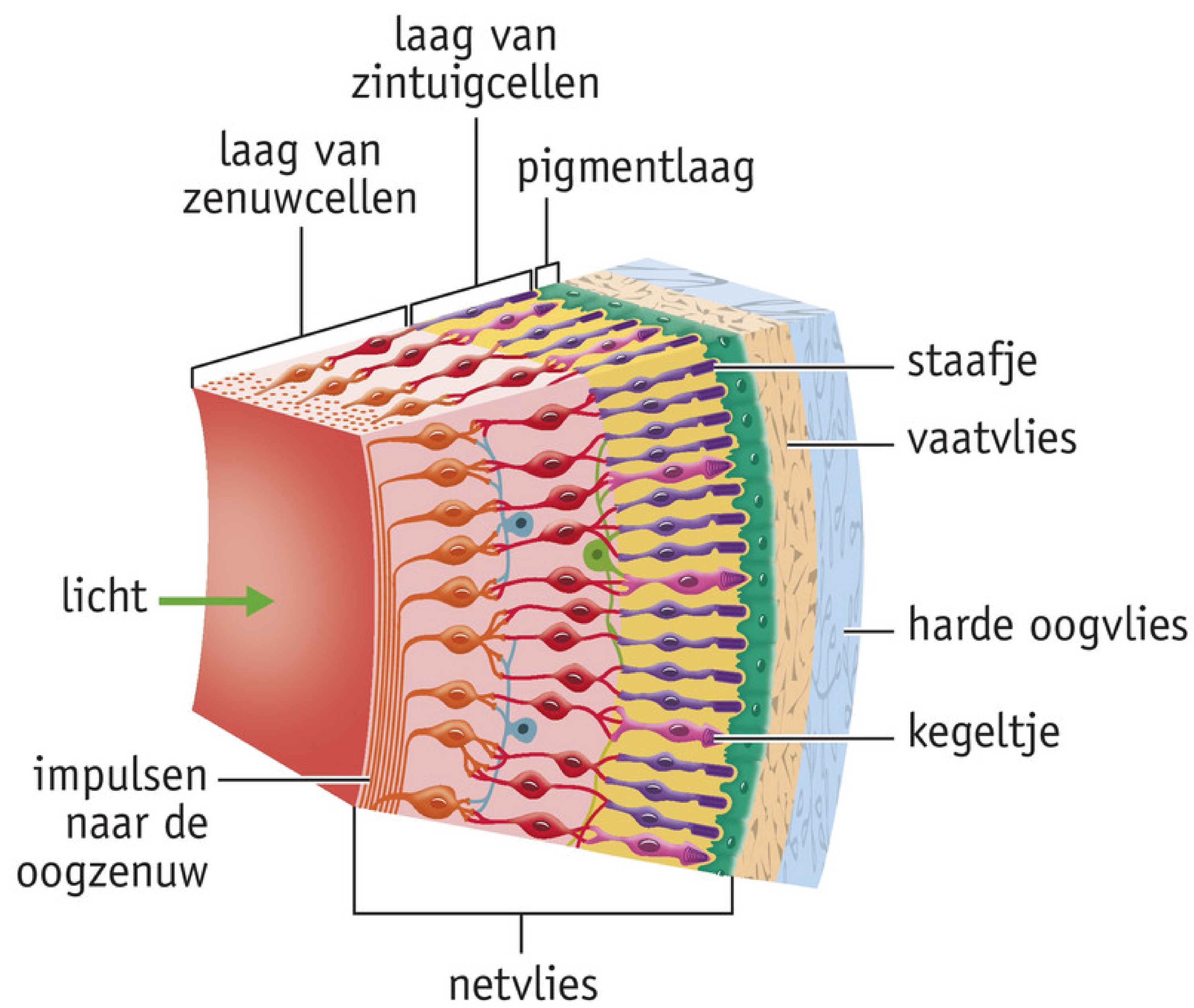
21 Iriscopisten beweren dat zij afwijkingen en ziekten bij de mens kunnen terugvinden in de vorm, de kleur en de bouw van de iris. Een iriscopist wil de iris van iemand bekijken.
Kan hij dan het best fel licht of zwak licht op het oog laten vallen? Leg je antwoord uit.

22 Als binnenshuis een foto met behulp van flitslicht wordt gemaakt, hebben de mensen op de afdruk vaak rode ogen.
- **a** Hoe komt dat?
- **b** Sommige fototoestellen geven vlak voor het maken van de opname een extra flits. Daarna wordt nogmaals geflitst en gelijktijdig de foto gemaakt.
 Leg uit waardoor er dan minder kans is dat de ogen op de foto er rood uitzien.

DE BOUW EN WERKING VAN HET NETVLIES

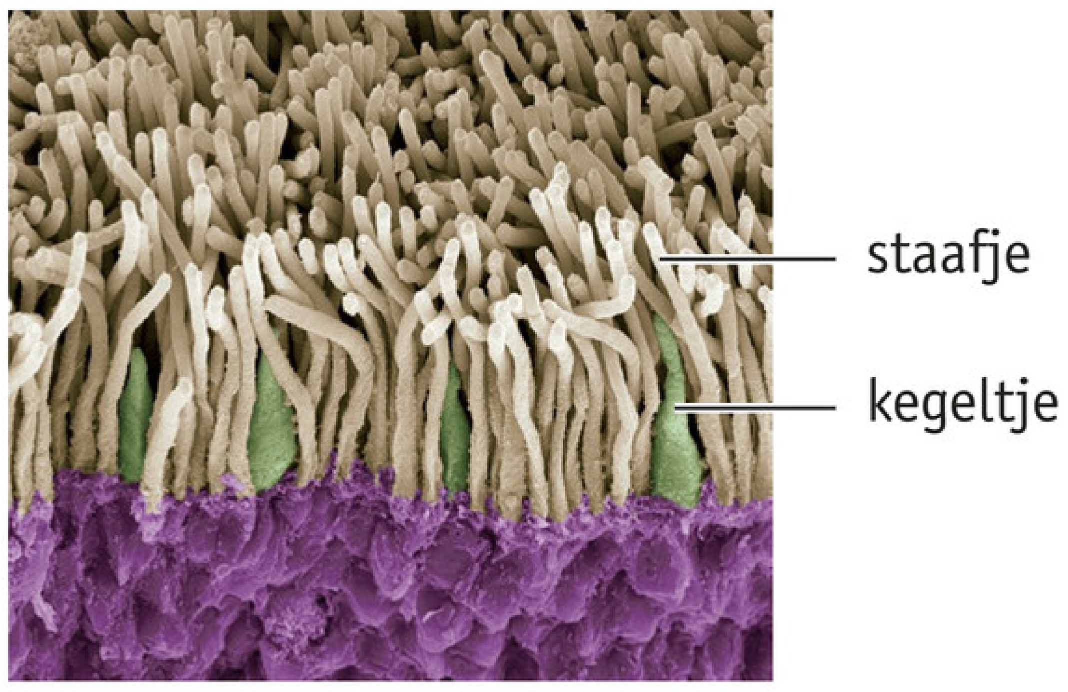
In afbeelding 19 is een doorsnede van een deel van de wand van een oog getekend op de plaats van de gele vlek. Vanaf het glasachtig lichaam bestaat het netvlies uit een laag neuronen, een laag lichtreceptoren (gezichtszintuigcellen) en een laag pigmentcellen. De laag pigmentcellen ligt tegen het vaatvlies aan. Het pigment absorbeert licht en beschermt de zintuigcellen zo tegen te sterke lichtprikkels.

▶ **Afb. 19** Deel van de oogwand bij de gele vlek (schematisch).



Het lichtgevoelige deel van de zintuigcellen ligt tegen de donkere pigmentlaag aan. Licht dat een oog binnenvalt, gaat in het netvlies eerst door de laag neuronen heen voordat het de lichtreceptoren bereikt. De neuronen en lichtreceptoren zijn transparant. De impulsen die in de lichtreceptoren ontstaan, worden naar de neuronen geleid. Uitlopers van de neuronen verlaten het oog via de oogzenuw. In de blinde vlek gaan de uitlopers door het netvlies, het vaatvlies en het harde oogvlies heen. Het netvlies wordt op deze plaats onderbroken en daarom liggen in de blinde vlek geen zintuigcellen.

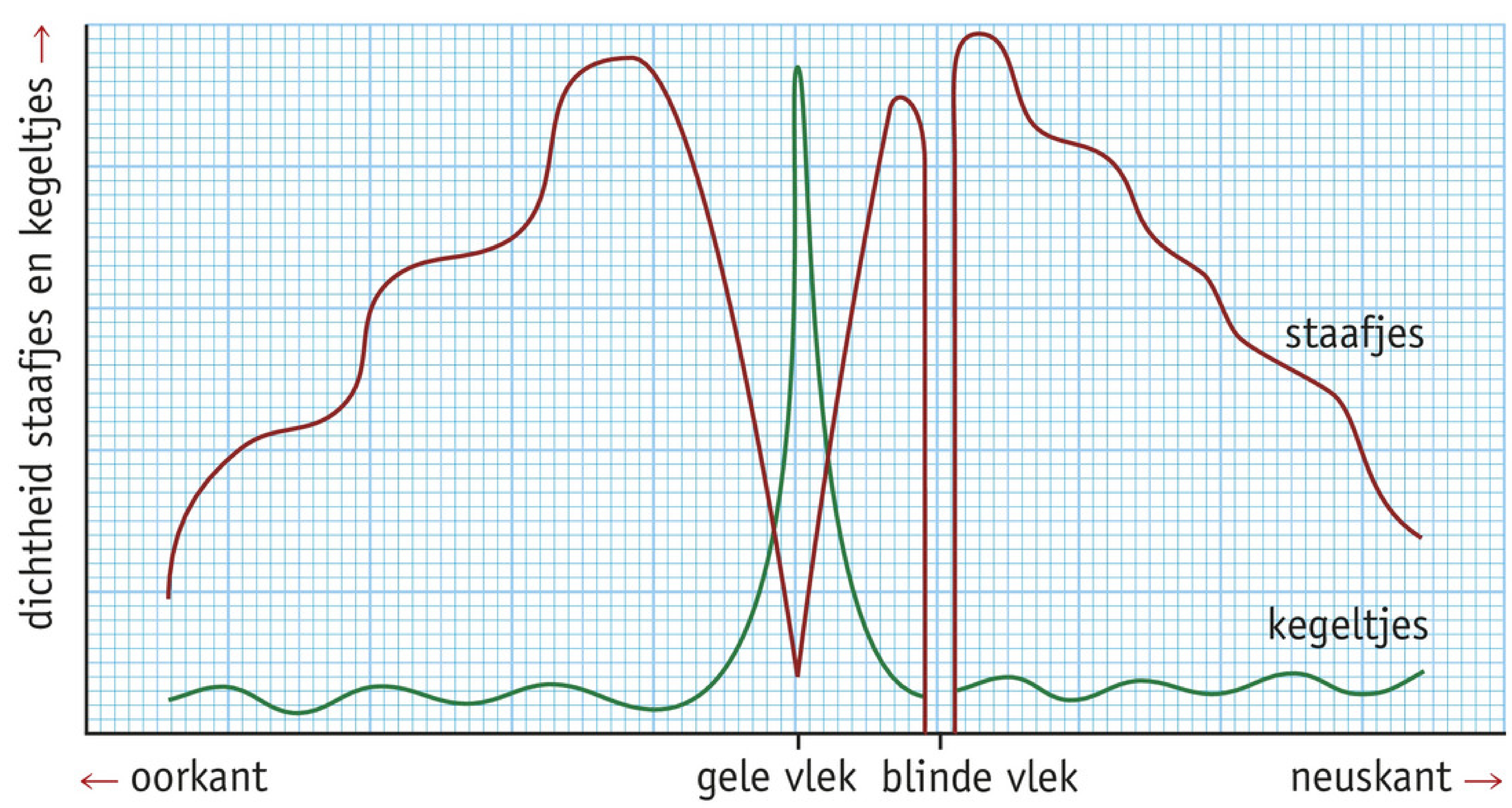
▼ **Afb. 20** Staafjes en kegeltjes in het netvlies (SEM, 1800×).



CONTRASTEN EN KLEUREN

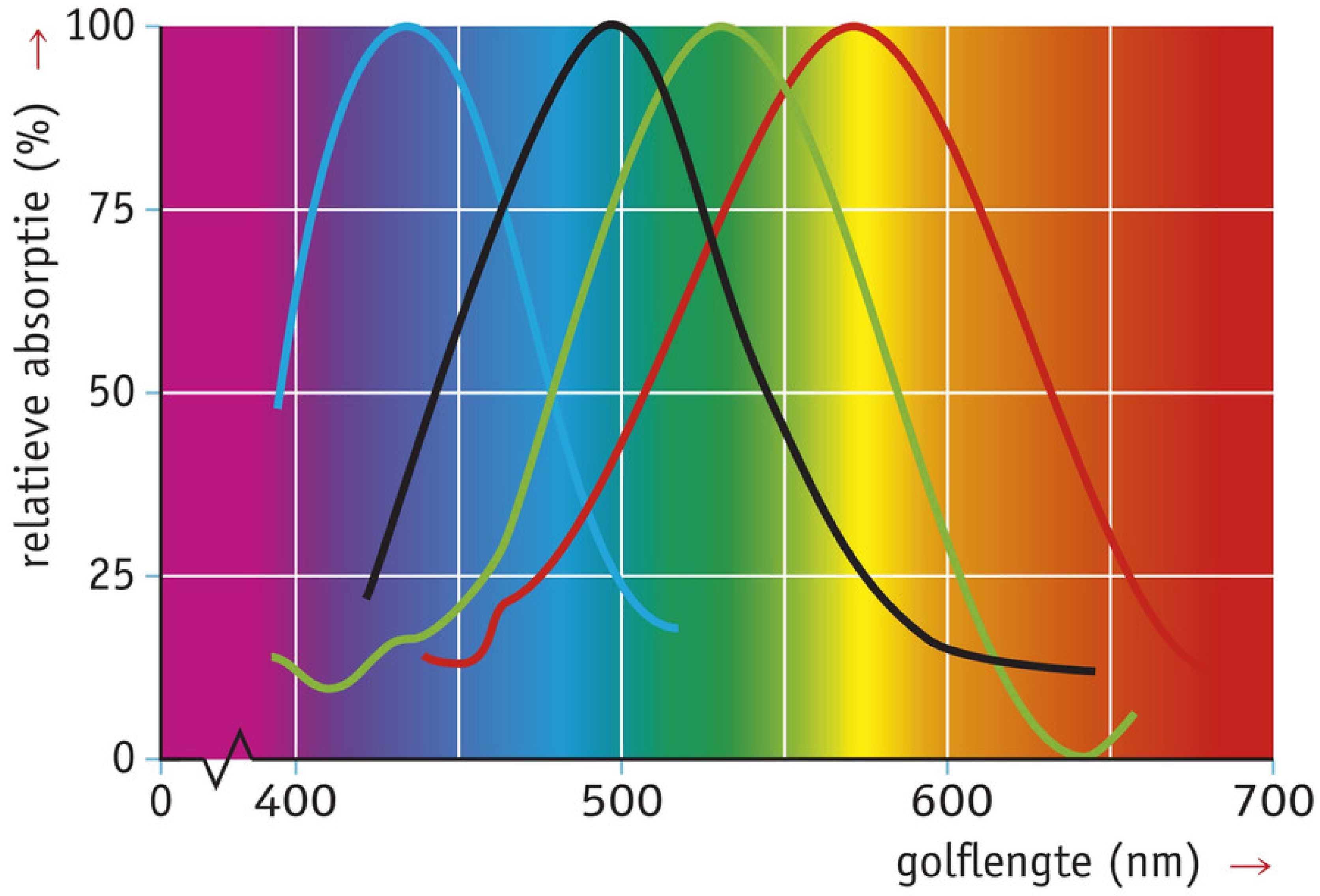
In het netvlies liggen twee soorten lichtreceptoren die vanwege hun vorm staafjes en kegeltjes heten (zie afbeelding 20). De lichtreceptoren bestaan voor 95% uit **staafjes**. De staafjes liggen verspreid over het hele netvlies, maar nauwelijks in de gele vlek en helemaal niet in de blinde vlek (zie afbeelding 21). De staafjes hebben een lage prikkeldrempel voor licht. Ze zijn gevoelig voor bijna alle kleuren licht, maar vrijwel ongevoelig voor rood licht. Je kunt met staafjes alleen contrasten waarnemen in zwart-grijs-wit.

▶ **Afb. 21** De verdeling van staafjes en kegeltjes over het netvlies.



Kegeltjes hebben een hogere prikkeldrempel dan staafjes. Met kegeltjes kun je kleuren en details waarnemen. Er zijn drie typen kegeltjes die elk gevoelig zijn voor een andere kleur licht. Eén type is gevoelig voor rood licht, een ander type voor groen licht en het derde type voor blauw licht. De drie typen kegeltjes bevatten elk een ander lichtgevoelig pigment. De gevoeligheid van deze pigmenten voor de verschillende golflengten van het licht is in afbeelding 22 weergegeven. Kegeltjes liggen vooral in de gele vlek en de directe omgeving daarvan. Met dit deel van het netvlies kun je het scherpst zien. Aan de rand van het netvlies komen minder kegeltjes voor.

▶ **Afb. 22** Absorptiespectra van kegeltjes en staafjes.



Legenda:
- pigment, gevoelig voor blauw licht
- pigment, gevoelig voor groen licht
- pigment, gevoelig voor rood licht
- staafjespigment, gevoelig voor alle kleuren licht behalve rood

▼ **Afb. 23** Rood-groen-blauw-kleurenvorming.



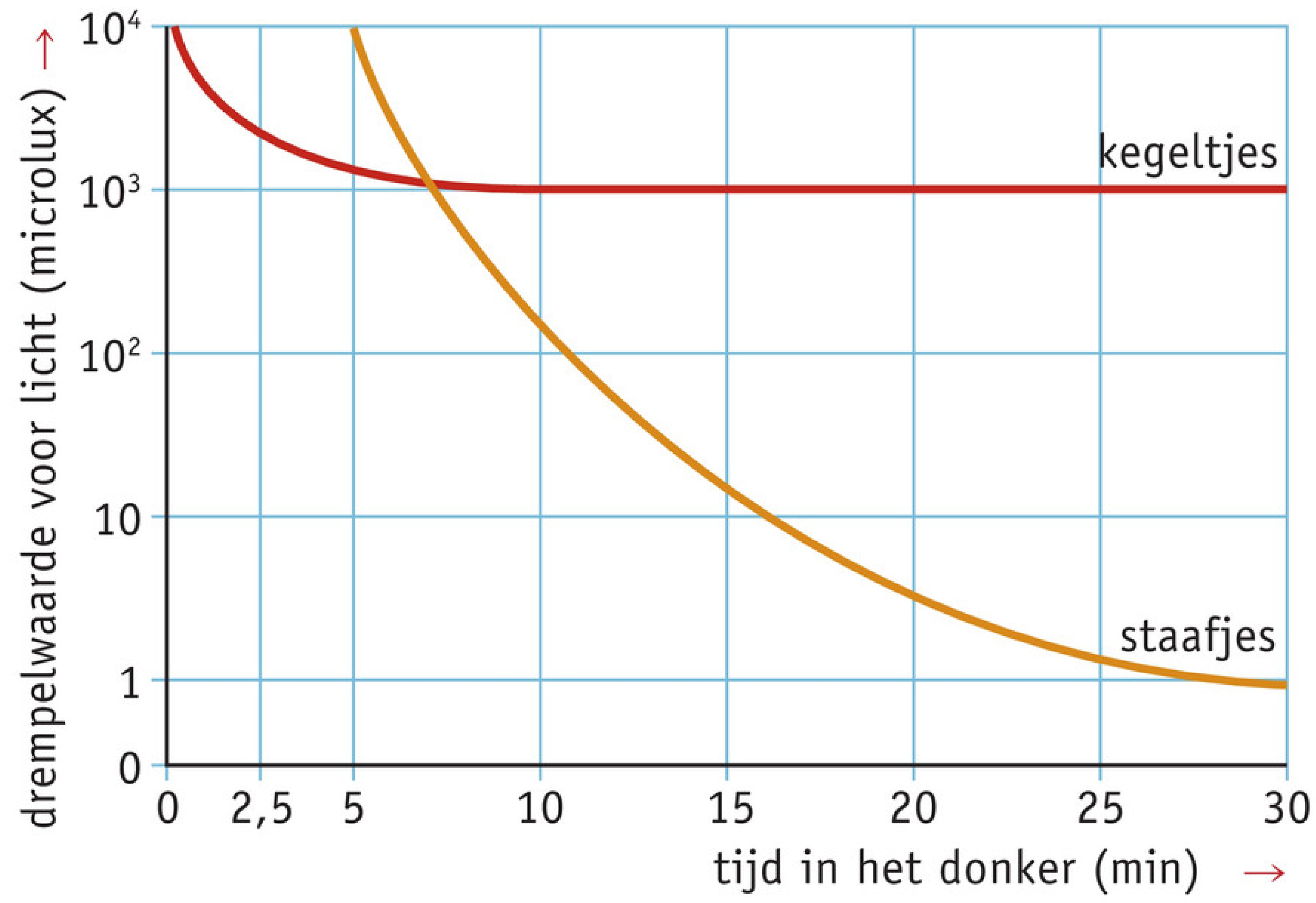
Doordat de drie typen kegeltjes in verschillende mate tegelijkertijd kunnen worden geprikkeld, kun je veel verschillende kleuren zien. Dit is vergelijkbaar met de vorming van kleuren op een beeldscherm (zie afbeelding 23). Wanneer de drie typen even sterk worden geprikkeld, neem je wit licht waar.
Staafjes en kegeltjes staan via synapsen in contact met neuronen. De cellichamen van deze neuronen liggen in het netvlies. De impulsen van elk kegeltje worden apart doorgegeven aan één neuron. De impulsen van vele kegeltjes worden daardoor in het gezichtscentrum vertaald in een gedetailleerd en scherp beeld. Bij staafjes worden de impulsen van zo'n vijftig tot honderd staafjes aan één neuron doorgegeven. De beeldvorming van staafjes is daardoor minder scherp dan bij kegeltjes.

ZIEN IN HET DONKER

Als je vanuit een fel verlichte kamer een vrijwel donkere ruimte ingaat, zie je eerst niets. De prikkeldrempel van lichtreceptoren voor lichtprikkels is hoog. Langzaam wennen je ogen aan het donker en kun je weer dingen waarnemen. De prikkeldrempel is gedaald. Dit verschijnsel heet **donkeradaptatie** (zie afbeelding 24). Hoe goed je kunt zien in het schemerdonker hangt af van hoe goed de staafjes werken. De staafjes zijn voor blauwgroen licht (bij 500 nm) veel gevoeliger dan kegeltjes. Het duurt ongeveer een halfuur voordat de staafjes hun minimale prikkeldrempel hebben bereikt.

Wanneer je last hebt van **nachtblindheid** wennen de staafjes langzamer aan het donker. Je hebt dan meer licht nodig om goed te kunnen zien. Lichtadaptatie gaat veel sneller dan donkeradaptatie. Bij rood licht (boven 650 nm) zijn staafjes even gevoelig als kegeltjes.

Afb. 24 Donkeradaptatie.



opdrachten

23 In de gele vlek komen vrijwel alleen kegeltjes voor.
a Waardoor neem je in de gele vlek het scherpste beeld waar?
b Hoe nemen mensen groen licht waar dat door staafjes wordt geabsorbeerd? Leg je antwoord uit.

24 Albino's hebben heel weinig pigment in de pigmentlaag van hun netvlies. Welke gevolgen kan dit hebben voor de lichtreceptoren?

25 Veel nachtdieren hebben alleen staafjes in het netvlies.
a Welk voordeel heeft dit voor deze dieren?
b Het ontbreken van kegeltjes in het netvlies heeft ook nadelen. Noteer één nadeel.
c Als je 's nachts naar een zwakke ster wilt kijken, kun je deze het best zien door ernaast te kijken. Als je recht naar zo'n zwakke ster kijkt, zie je hem niet meer. Leg uit hoe dit komt.

26 Ook inktvissen hebben in het netvlies een laag neuronen en een laag zintuigcellen. Bij inktvissen ligt de laag zintuigcellen tegen het glasachtig lichaam aan en de laag neuronen tegen het vaatvlies. Leg uit dat daardoor in het oog van een inktvis geen blinde vlek voorkomt.

27 a In afbeelding 22 zie je de absorptiespectra van staafjes en kegeltjes bij verschillende golflengten. Voor welke kleur licht zijn de staafjes het minst gevoelig; voor blauw, groen of rood licht?
b In afbeelding 24 is weergegeven hoe de prikkeldrempel van staafjes en van kegeltjes verandert bij donkeradaptatie. Bij welk type zintuigcellen vindt donkeradaptatie het snelst plaats: bij kegeltjes of bij staafjes?
c Hoeveel keer gevoeliger voor licht zijn de staafjes maximaal in vergelijking met de kegeltjes?

▼ **Afb. 25** Stuurhuis van een schip.



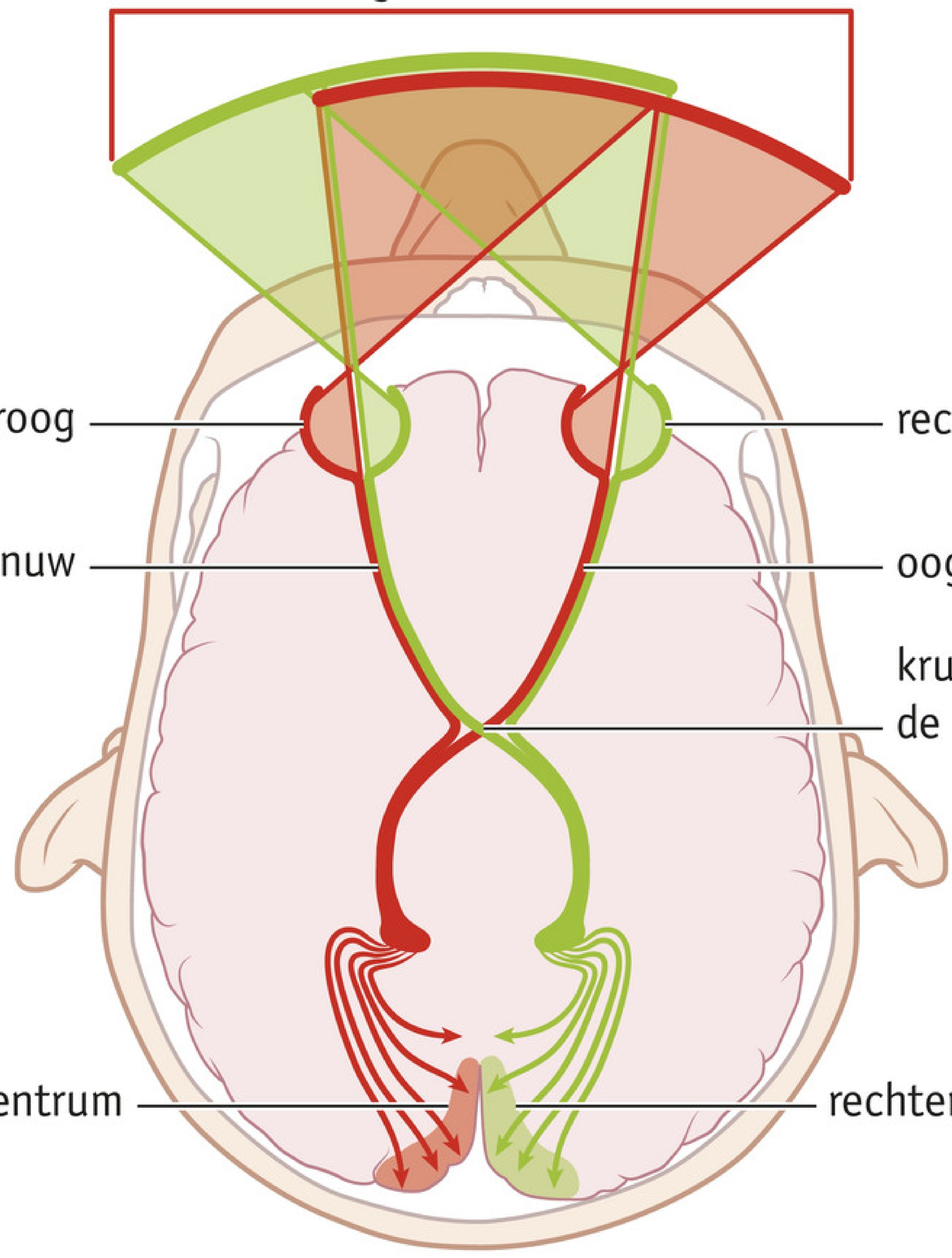
28 a Welk type zintuigcellen is na volledige adaptatie het gevoeligst voor licht?

b Het stuurhuis van een modern schip wordt 's nachts rood verlicht (zie afbeelding 25).
Geef daarvoor een verklaring.

STEREOSCOPIE

Als je naar een voorwerp kijkt, valt het beeld hiervan op het netvlies van het linkeroog en het rechteroog. Met je linkeroog bekijk je het voorwerp uit een iets andere hoek dan met je rechteroog.
Net boven de hypothalamus kruisen de uitlopers in beide oogzenuwen elkaar gedeeltelijk (zie afbeelding 26). Deze kruising heet het **optisch chiasma**.
Impulsen van het linkergedeelte van het netvlies van beide ogen gaan naar het linkergezichtscentrum. Impulsen van het rechtergedeelte van beide ogen gaan naar het rechtergezichtscentrum. De gezichtscentra vergelijken de beelden van beide ogen met elkaar en verwerken het tot één beeld. Het verschil tussen beide beelden levert informatie over de afstand waarop een voorwerp zich bevindt. Het verschil in beelden is groter naarmate het voorwerp dichterbij is. Hierdoor kun je beter diepte zien (**stereoscopie**) en afstanden schatten.

▶ **Afb. 26** De oogzenuwbanen en de gezichtscentra (schematisch).



opdracht

29 Een proefpersoon bevindt zich in een donkere ruimte. In het gezichtsveld van zijn rechteroog bevinden zich drie felrode punten (zie afbeelding 27). Deze lichtpunten veroorzaken impulsen. De proefpersoon kijkt naar punt 1 en houdt het linkeroog gesloten.

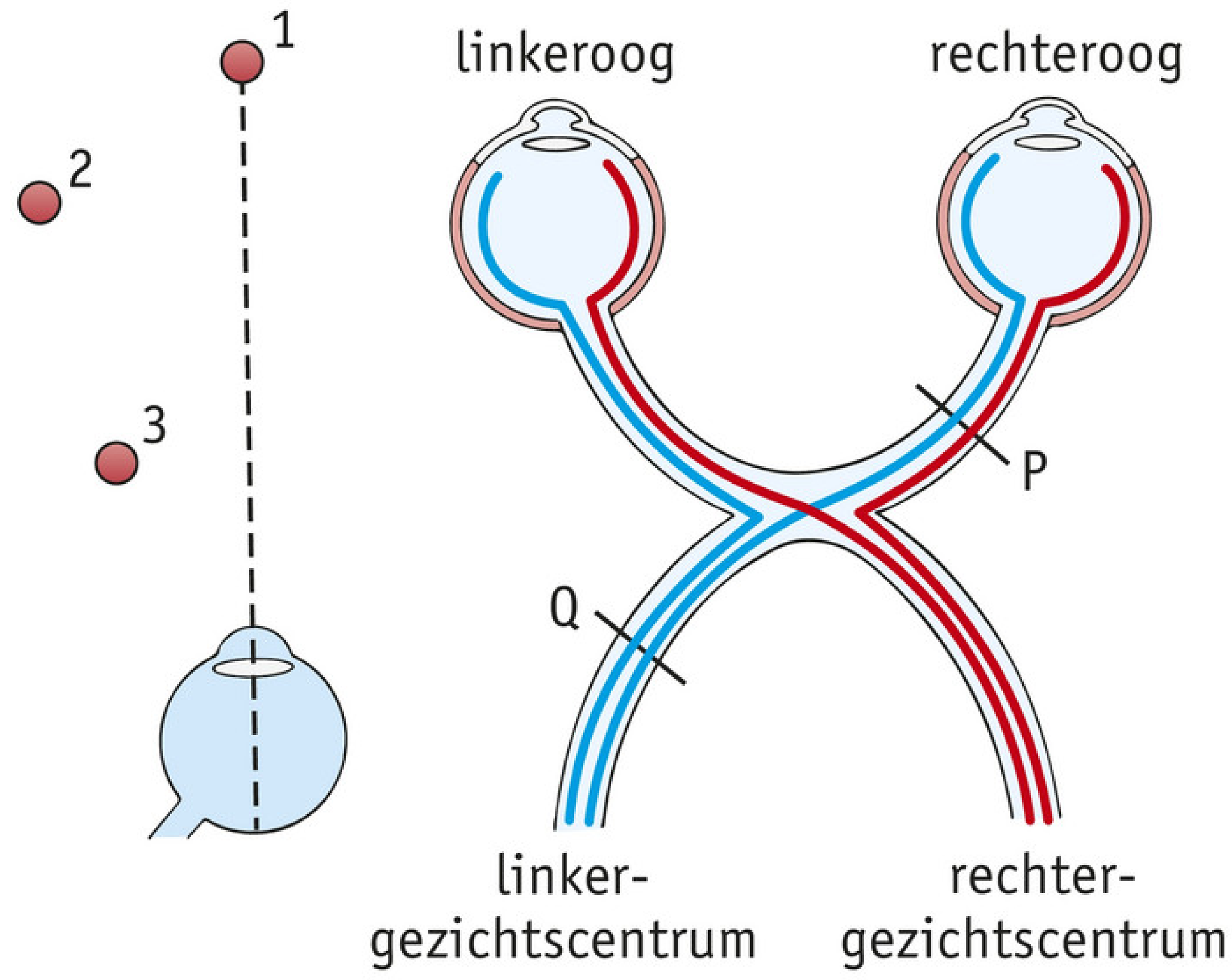
a Ontstaan in het linkerdeel van het netvlies van zijn rechteroog impulsen? En in het rechterdeel van het netvlies van dit oog?

b Welk deel van het gezichtsveld zou deze persoon niet meer waarnemen als de oogzenuw op plaats Q wordt doorgesneden?

c Wat is het gevolg als de oogzenuw op plaats P wordt doorgesneden?

▶▶ PRACTICUMOPDRACHT 2

▶ **Afb. 27** Een proefpersoon in een donkere ruimte (schematisch).



CONTEXT Leefwereld

Nachtkijkers

▼ **Afb. 28** Oogreflectie in het donker.



Reddingswerkers gebruiken nachtkijkers om in het donker beter te kunnen zien. Nachtdieren hebben geen technische hulpmiddelen nodig. Zij hebben aangepaste ogen waarmee ze 's nachts veel beter kunnen zien dan mensen. Ogen van nachtdieren, zoals katten, reflecteren licht in het donker, wanneer licht van een kop- of zaklamp in hun ogen terechtkomt. Door de reflecterende laag komt het schaarse nachtlicht twee keer langs de lichtreceptoren. Katten- en hondenogen reflecteren opvallend groen in het donker. Ook roofdieren zoals uilen en alligators hebben reflecterende ogen in het donker. Uilen hebben daarnaast een groot hoornvlies, grote pupillen en een groot netvlies. De grote ogen kunnen niet draaien in de kleine schedel. Net als bij andere nachtdieren bevat het vergrote netvlies van de uil vooral staafjes. Zij zien daardoor 's nachts eerder bewegingen en diepte maar minder scherp en minder kleuren dan mensen.

opdrachten

30 Vergelijk de reflecterende laag met het netvlies bij de mens.
- **a** Waar ligt de reflecterende laag?
- **b** Overdag hebben nachtdieren vaak erg kleine pupillen. Wat is daarvan de functie?
- **c** Wat is de functie van nachtzicht voor planteneters zoals reeën?
- **d** Verklaar hoe in de natuur deze vormen van nachtzicht kunnen zijn ontstaan.
- **e** Zijn 'reflecterende lagen' bij wolven en bij runderen analoog of homoloog?

31 Verschillende soorten nachtdieren zijn met behulp van een zaklantaarn herkenbaar voor jagers en natuurliefhebbers.
- **a** Hoe kun je dit verklaren?
- **b** Waarom is het voor uilen noodzakelijk om 270 graden te kunnen draaien met hun kop om daarmee in verschillende richtingen te kunnen kijken?
- **c** Uilen vangen in het donker alleen maar grijze muizen. Hoe kun je dit verklaren?

32 Reddingswerkers gebruiken een door de mens ontwikkelde nachtkijker. Op welke manier komt het verbeterde nachtzicht tot stand bij nachtkijkers? Zoek dit uit voor verschillende nachtkijkers en gebruik hierbij bronnen op internet.

Leerdoelen

- Je kunt toelichten wat gedrag is en hoe gedrag is ingedeeld.
- Je kunt omschrijven wat ethologie inhoudt, hoe je gedrag kunt bestuderen en de invloed van gedragsonderzoek op de maatschappij toelichten.

3 Gedrag beschrijven

Krijg jij weleens opmerkingen over je gedrag? Je bent in de puberteit, de tijd om grenzen te verleggen en nieuwe dingen te ontdekken. Dit pubergedrag is niet voor iedereen even gemakkelijk. Maar wist je dat het biologisch gezien heel normaal gedrag is en dat muizen ook pubergedrag vertonen?

ETHOLOGIE

De tak van de biologie waarbij de studie van het gedrag van dieren centraal staat, is de **ethologie**. Ethologen zijn specialisten in het gedrag van dieren. Onder **gedrag** verstaan biologen alle waarneembare activiteiten van een dier of mens. Deze activiteiten bestaan niet alleen uit bewegingen. Andere voorbeelden van gedrag zijn: geluiden maken, slapen, van kleur veranderen, geurstoffen afscheiden en een lichaamshouding handhaven.
Hersenonderzoekers en biologen zoeken naar verklaringen voor het gedrag van mensen en dieren. Gedrag is vaak gericht op het handhaven of verbeteren van de fysiologische toestand of de omgevingssituatie van dieren en mensen. Bijvoorbeeld door te drinken wanneer ze dorst hebben of een nest te bouwen om in te leven. Daarvoor wisselen dieren voortdurend stoffen, energie en informatie uit met hun omgeving. De overlevingskansen en fitness van een dier worden vergroot wanneer het gedrag goed is aangepast aan de omstandigheden. Dit noem je **adequaat gedrag**.

VAN PRIKKEL TOT HANDELING

Gedrag is opgebouwd uit opeenvolgende **handelingen**, ook wel **gedragselementen** genoemd. Voedingsgedrag bestaat bijvoorbeeld uit voedsel zoeken en voedsel toe-eigenen voordat het wordt gegeten. Veel handelingen komen tot stand door de werking van spieren. Ook de werking van klieren kan gedrag zijn. Spieren en klieren zijn effectoren.
Bij de meeste handelingen reageert een dier of mens op prikkels. In zintuigcellen (receptoren) ontstaan onder invloed van deze prikkels impulsen. Neuronen (conductoren) geleiden impulsen die door het centrale zenuwstelsel worden verwerkt. Reacties van een dier of mens op prikkels noem je **respons**.

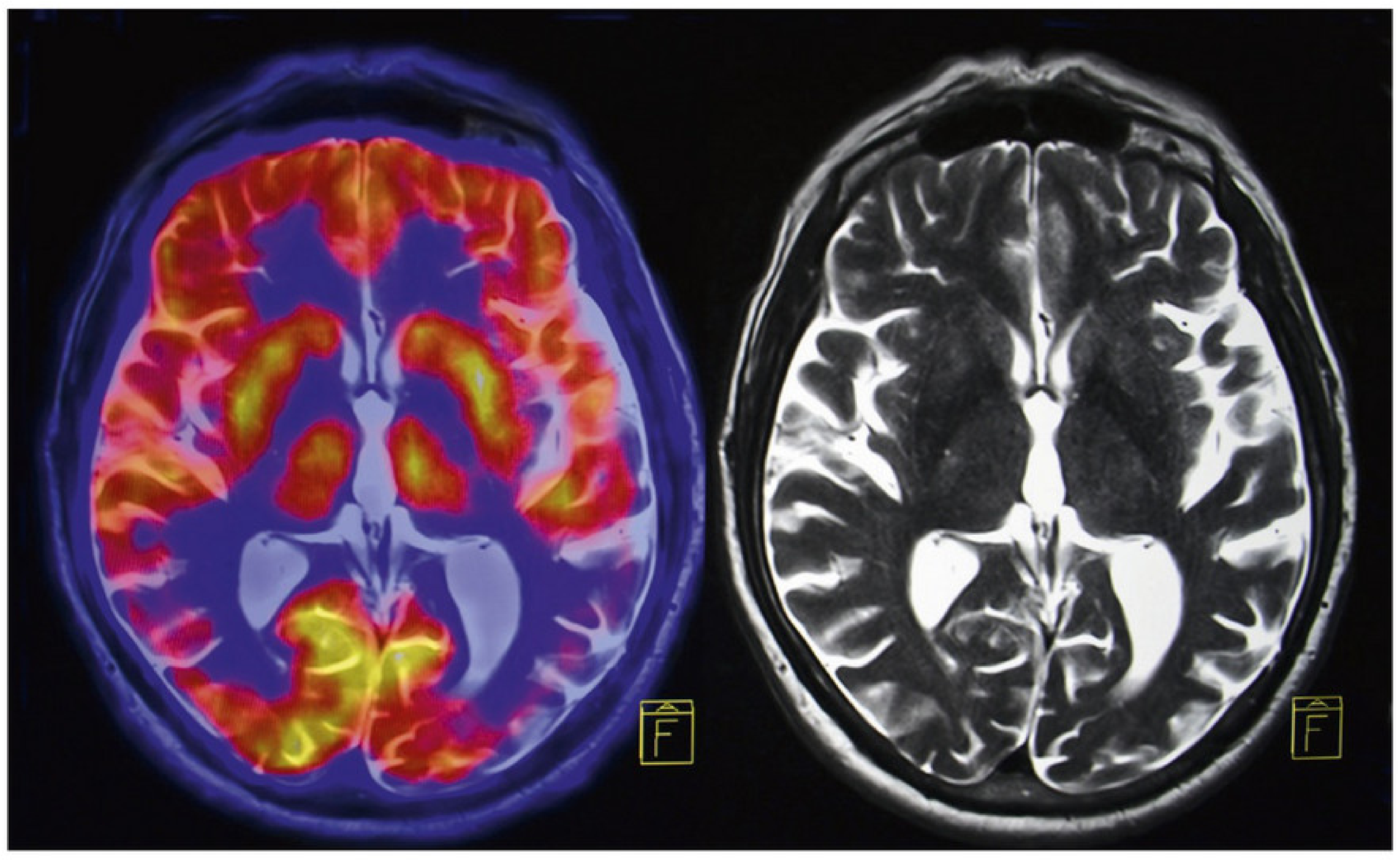
Een etholoog werkt met levende dieren en kan niet zien wat zich inwendig in een dier afspeelt. In afbeelding 29 is het inwendige van een dier voorgesteld als een rechthoek, waarbinnen een etholoog geen waarnemingen kan doen. De rechthoek noem je daarom ook wel de **black box**. Een etholoog verzamelt gegevens over de prikkels die aan een dier informatie verschaffen over het milieu (de input) en gegevens over hoe het dier hierop reageert (de output). Door de input en output te bestuderen probeert een etholoog conclusies te trekken over de processen die zich in een dier afspelen. Hierbij maakt de etholoog gebruik van kennis over het zintuigstelsel, het zenuwstelsel en het hormoonstelsel.



Afb. 29 Van prikkel tot respons.

Met behulp van MRI (Magnetic Resonance Imaging) proberen onderzoekers verband te leggen tussen gedrag en hersenactiviteit. MRI maakt de activiteit van hersendelen zichtbaar bij het uitvoeren van handelingen (zie afbeelding 30).

▶ **Afb. 30** MRI-scan van de hersenen.



opdrachten

33 Is in de volgende situaties sprake van gedrag?

a Een jongen bloost als hij een meisje aankijkt. ja / nee

b Een blad valt van een boom. ja / nee

c Doornroosje ligt te slapen. ja / nee

34 Je maakt huiswerk.
Noteer drie opeenvolgende handelingen bij dit gedrag.

35 Een Siberische tijger in Dierentuin Artis heeft een man in zijn linkerarm gebeten. De man sluipt wel vaker de dierentuin binnen en treitert de dieren. Maandagavond trok hij de tijger aan zijn staart. Die nam dat niet en hapte de man in zijn arm.

a Wat was de prikkel voor de reactie van de tijger?

b Wat was de reactie van de tijger?

c Kun je deze reactie van de tijger agressief noemen? Leg je antwoord uit.

36 De afgelopen jaren heeft de MRI-scanner veel betekend voor de ethologie. Wat betekent de ontwikkeling van de MRI-scanner voor het beeld van het brein als een black box?

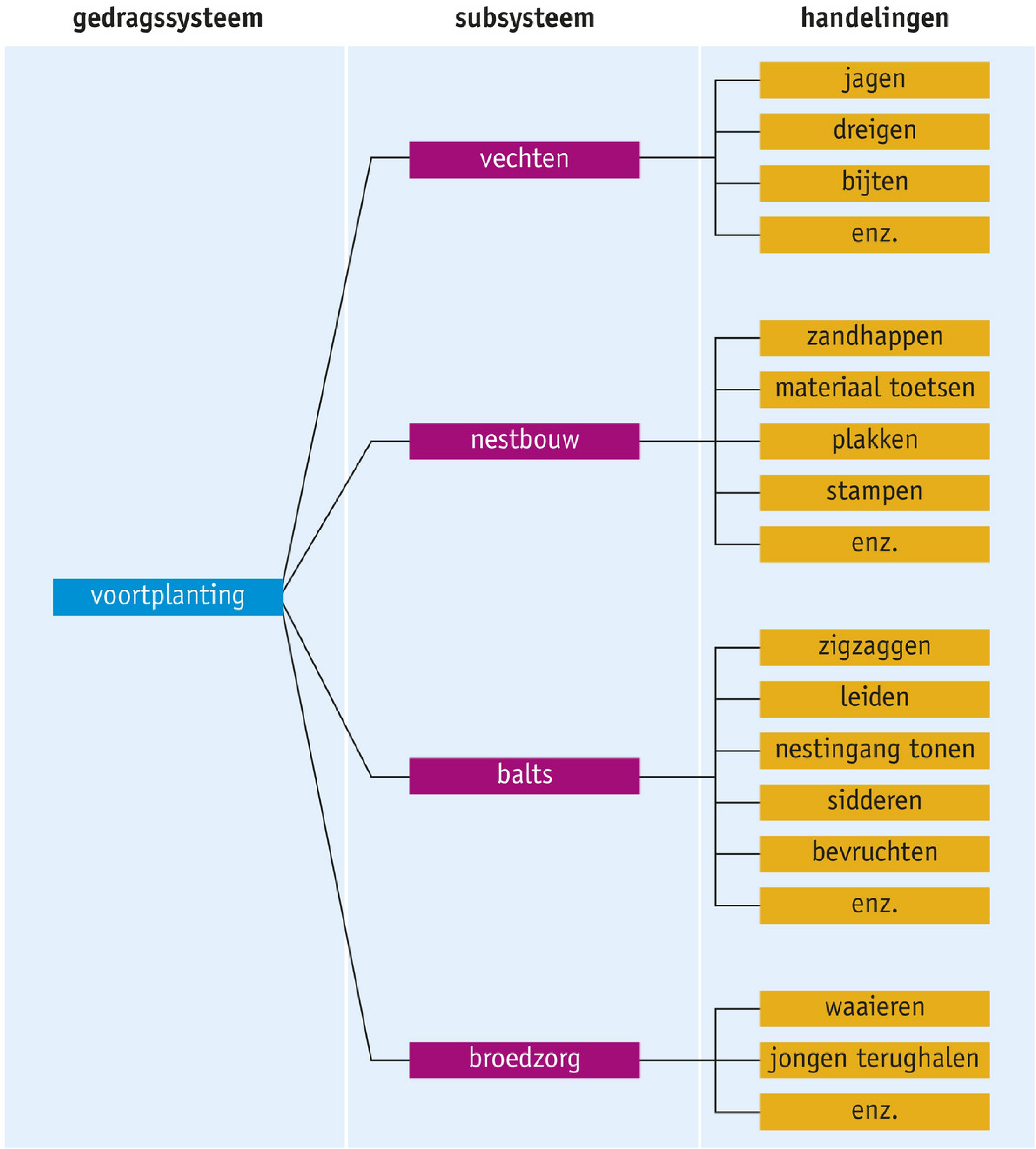
GEDRAGSSYSTEMEN

Gedrag is opgebouwd uit handelingen. Handelingen met een gemeenschappelijk doel vormen samen een **gedragssysteem**. Voedingsgedrag en voortplantingsgedrag zijn voorbeelden van gedragssystemen die bij dieren en mensen voorkomen. Gedragssystemen die alleen bij mensen voorkomen, zijn bijvoorbeeld kookgedrag en onderzoekgedrag. De handelingen in een gedragssysteem kunnen elkaar in een vaste volgorde opvolgen. Als het effect van de ene handeling leidt tot een volgende handeling, spreek je van een **gedragsketen**.

SUBSYSTEMEN

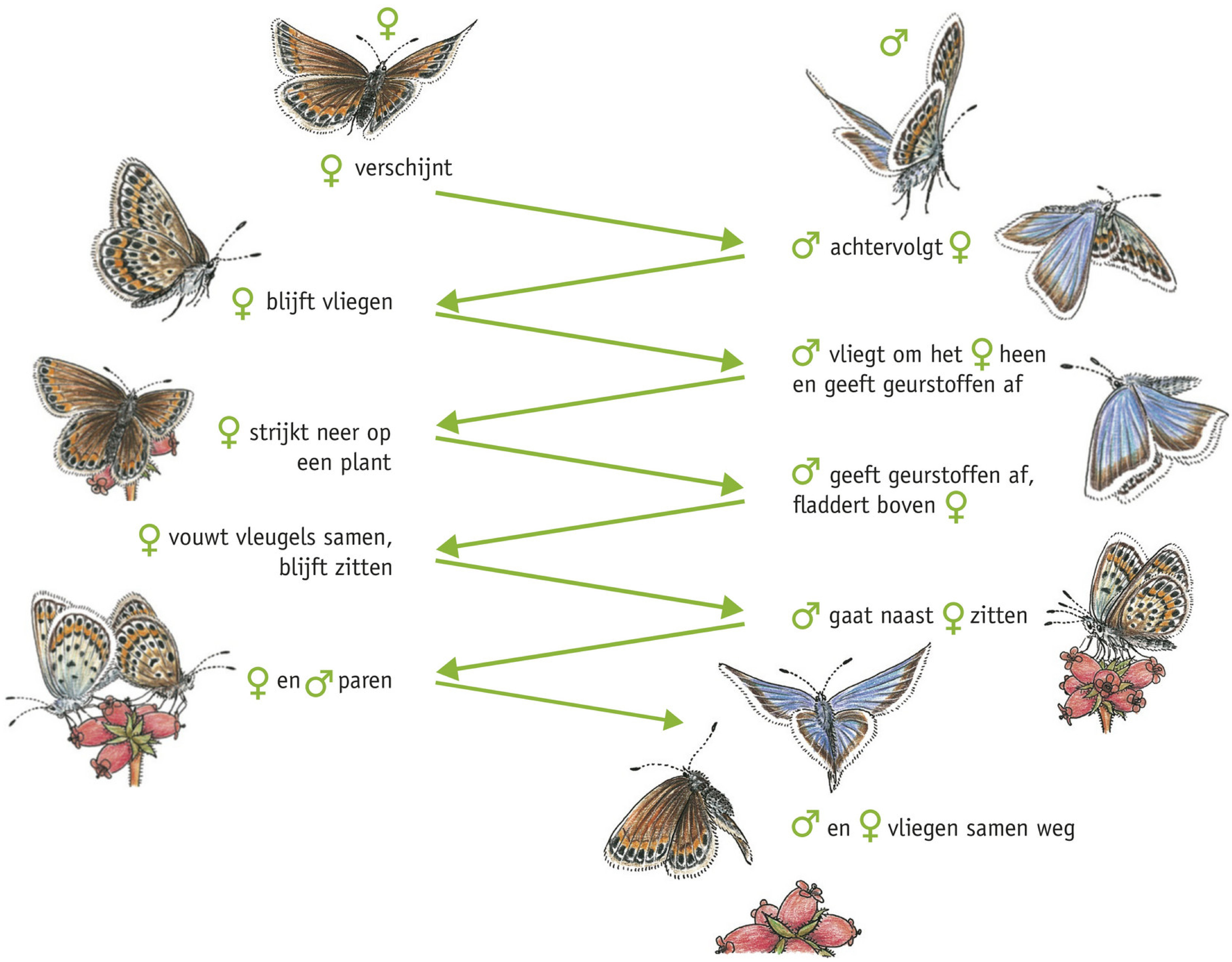
Balts is een onderdeel van **voortplantingsgedrag** en een voorbeeld van een gedragsketen. Een keten van handelingen tussen een mannetje en een vrouwtje leidt uiteindelijk tot bevruchting van de eieren. Een gedragssysteem kan bestaan uit meerdere gedragsketens. Het gedragssysteem voortplanting bij de stekelbaars bestaat uit vier samenhangende groepen van handelingen: de **subsystemen** (zie afbeelding 31).

▶ **Afb. 31** Ordening van baltshandelingen bij een stekelbaars.



Een subsysteem kan als geheel worden geactiveerd onder invloed van (interne en externe) prikkels. Een geslachtsrijp mannetje zal bijvoorbeeld tot balts overgaan als een vrouwtje zijn territorium binnenkomt. De mate waarin een subsysteem wordt geactiveerd, blijkt af te hangen van de fase in de voortplantingscyclus. In de nestbouwfase worden vrijwel uitsluitend vecht- en nestbouwhandelingen vertoond, in de baltsfase voornamelijk vecht- en baltshandelingen en in de broedzorgfase vooral broedzorghandelingen, maar ook vechthandelingen. **Broedzorg** is de zorg van ouderdieren voor nakomelingen.
Ook insecten, zoals vlinders, voeren een balts uit. In afbeelding 32 is de balts van het heideblauwtje schematisch weergegeven.

▼ **Afb. 32** De balts van het heideblauwtje.



ETHOGRAM EN PROTOCOL

Nauwkeurig waarnemen is een voorwaarde voor het begrijpen en beïnvloeden van gedrag. Bij de bestudering van gedrag maakt een etholoog een nauwkeurige beschrijving van elke handeling. Zo'n beschrijving moet objectief zijn.
Alleen waargenomen feiten mogen erin worden vermeld en geen meningen, waardeoordelen of interpretaties van de waarnemer.
Een voorbeeld: Een hond die met de staart kwispelt, kun je als volgt beschrijven: 'De hond beweegt de staart heen en weer.' Je kunt ook zeggen: 'De hond is blij.' De eerste beschrijving geeft een feit weer dat je hebt waargenomen. De tweede beschrijving is een interpretatie en geeft weer wat jij denkt over de reden van het waargenomen gedrag.

Een objectieve beschrijving van de verschillende handelingen die bij een diersoort kunnen voorkomen, heet een **ethogram**. Met behulp van een ethogram kun je het gedrag van een dier bestuderen. Je houdt dan bij hoe vaak en hoelang een dier elke handeling uitvoert. Deze gegevens geef je weer in een (handelings)protocol. Een **protocol** is een lijst van de achtereenvolgens waargenomen handelingen van het dier. Daarbij is het handig om afkortingen te gebruiken. In afbeelding 33 zie je een (beschrijvend) onderzoek naar het gedrag van een woestijnspringmuis (zie afbeelding 34) met een bijbehorend ethogram en een protocol.

▼ **Afb. 33**

<table>
<tr><th>ONDERZOEK</th><th>HET GEDRAG VAN EEN WOESTIJNSPRINGMUIS</th></tr>
<tr><td>Inleiding</td><td>Een woestijnspringmuis vertoont handelingen die tot verschillende gedragssystemen kunnen behoren.</td></tr>
<tr><td>Onderzoeksvraag</td><td></td></tr>
<tr><td>Experiment</td><td>Een woestijnspringmuis wordt vijf minuten geobserveerd. Elke minuut wordt gedurende een halve minuut elke vijf seconden de uitgevoerde handeling door de muis genoteerd. De observaties worden weergegeven in een gedragsprotocol. De mogelijke handelingen van de muis worden eerst weergegeven in een ethogram.</td></tr>
<tr><td>Resultaat</td><td>
<table>
<tr><th>Handeling</th><th>Afk.</th><th>beschrijving</th></tr>
<tr><td>bijten</td><td>bij.</td><td>knagen aan materiaal anders dan voer</td></tr>
<tr><td>drinken</td><td>dr.</td><td>water oplikken uit flesje of bak</td></tr>
<tr><td>eten</td><td>et.</td><td>pakken van voer in de bek waarop een kauwende beweging volgt</td></tr>
<tr><td>graven</td><td>gr.</td><td>met de voorpoten in de grond heen en weer bewegen</td></tr>
<tr><td>hoogspieden</td><td>hs.</td><td>recht omhoog staan op de achterpoten</td></tr>
</table>
1 deel van het ethogram
<table>
<tr><th></th><th>1e minuut</th><th>2e minuut</th><th>3e minuut</th><th>4e minuut</th><th>5e minuut</th></tr>
<tr><td>0–5 s</td><td>sz.</td><td>gr.</td><td>et.</td><td>bij.</td><td>po.</td></tr>
<tr><td>6–10 s</td><td>sz.</td><td>gr.</td><td>et. dr.</td><td>bij.</td><td>po. ls.</td></tr>
<tr><td>11–15 s</td><td>sz.</td><td>gr. ls.</td><td>dr. et.</td><td>bij. ls.</td><td>ls. po.</td></tr>
<tr><td>16–20 s</td><td>sz.</td><td>gr. ls.</td><td>et.</td><td>sz.</td><td>sz.</td></tr>
<tr><td>21–25 s</td><td>sz. re.</td><td>gr.</td><td>et.</td><td>sz.</td><td>sz.</td></tr>
<tr><td>26–30 s</td><td>sz. dr.</td><td>gr.</td><td>ls. hs.</td><td>sz.</td><td>sz. sl.</td></tr>
</table>
2 deel van het protocol
</td></tr>
<tr><td>Conclusie</td><td></td></tr>
</table>

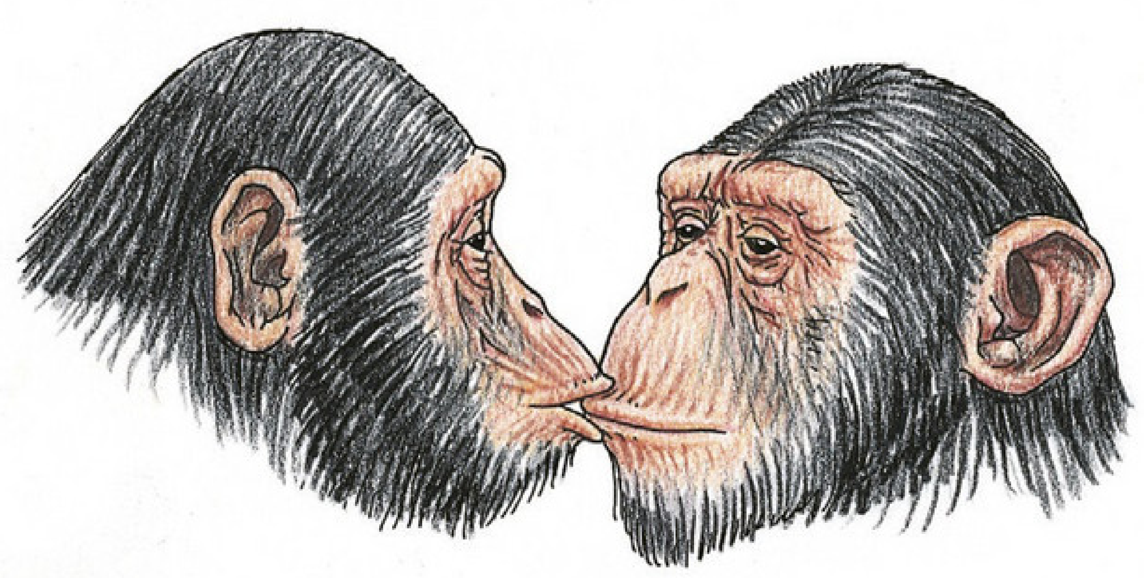
▼ **Afb. 34** Een woestijnspringmuis.



Met behulp van een protocol kun je onder andere de volgende vragen beantwoorden:
– Hoe vaak komt elke handeling voor?
– Hoelang duurt elke handeling?
– Is er een vaste volgorde tussen bepaalde handelingen?

Bij een beschrijvend gedragsonderzoek wordt de conclusie geformuleerd als het antwoord op de onderzoeksvraag. Ethologisch onderzoek kan ook hypothesetoetsend zijn, bijvoorbeeld wanneer je de invloed van een bepaalde prikkel op het gedrag onderzoekt.

▶ **Afb. 35** Een handeling van apen.



opdrachten

37 In afbeelding 33 zie je dat er afkortingen in het ethogram en protocol staan.
- **a** Wat is het voordeel van het gebruik van afkortingen voor de handelingen?
- **b** Welke onderzoeksvragen zou je kunnen stellen bij dit onderzoek?
- **c** In afbeelding 35 zie je een handeling van apen. Een leerling zegt hierover: 'De apen kussen elkaar, omdat ze elkaar graag mogen.' Wat is een ethologisch correcte beschrijving van dit gedrag?

38 Vormt de balts bij stekelbaarsjes een gedragsketen (zie afbeelding 31)? Leg je antwoord uit.

39 **a** Vormen de opeenvolgende handelingen bij huiswerk maken een gedragssysteem? Leg je antwoord uit.
- **b** Wanneer jij huiswerk maakt, vormen de opeenvolgende handelingen bij jou dan een gedragsketen? Leg je antwoord uit.

40 In afbeelding 32 is de balts van het heideblauwtje afgebeeld.
- **a** Stel de gedragsketen op van de balts van het vrouwtje van het heideblauwtje.
- **b** Welke functie heeft de afgifte van geurstoffen door het mannetje voor het gedrag van het vrouwtje?
- **c** Wat is de respons van het vrouwtje?
- **d** Welk subsysteem zal spoedig volgen op de paring?

▶▶ PRACTICUMOPDRACHT 3

CONTEXT Beroep

Project Kruispunt

▼ **Afb. 36** Meer fitness met Teamalert.



Bron: TeamAlert.

Het risico op een ongeval is voor jongeren van 12 tot 18 jaar ongeveer drie keer groter dan voor de gemiddelde verkeersdeelnemer. Met het project Kruispunt wil TeamAlert leerlingen bewuster maken van de risico's die zij lopen in het verkeer. TeamAlert is een expert in jongerencommunicatie en gedragsverandering. Het team bestaat uit een groep van young professionals die met volle overgave jongeren uitdagen het meeste uit hun leven te halen: een veilig, gelukkig en gezond leven!
Uit onderzoek blijkt dat afleiding voorafgaat aan 80% van de fietsongevallen. In het project Kruispunt wordt op school een kruispunt nagebouwd en gaan leerlingen in vier groepen met elkaar de discussie aan. Tijdens het project geven de leerlingen hun mening over stellingen rondom verkeersgedrag. Bijvoorbeeld: Meisjes zijn veiliger in het verkeer dan jongens. Vervolgens volgt een debatronde. Na elke ronde is er een spel waarmee punten te verdienen zijn. De beste debater wint een prijs.
Uit onderzoek van TeamAlert blijkt dat leerlingen hierna meer kennis hebben over verkeersveiligheid en minder de intentie hebben om te sms'en, te appen of muziek te luisteren op de fiets.
Op de website van TeamAlert kun je zien op welke scholen projecten plaatsvinden.
Bron: http://www.teamalert.nl.

opdrachten

41 a Noteer drie handelingen uit het gedragssysteem: verkeersgedrag op de fiets.
b Welke gedragsverandering wordt beoogd door TeamAlert?
c Is het beoogde verkeersgedrag een vorm van adequaat gedrag? Licht je antwoord toe.
d Welke prikkels gebruikt TeamAlert in het project Kruispunt om gedragsverandering te bewerkstelligen?
e Uit het onderzoek van TeamAlert blijkt dat Kruispunt succesvol de gedragsfactoren kennis en intentie beïnvloedt.
Is die invloed een verandering in de black box of een verandering van de output? Leg je antwoord uit.

42 TeamAlert heeft meerdere projecten lopen. Ga naar de website van TeamAlert en kies één project.
Wat is het doel, werkwijze en doelgroep van dit project?

Leerdoelen
- Je kunt toelichten dat gedrag deels erfelijk is bepaald.
- Je kunt de dynamische relatie beschrijven tussen een organisme en zijn omgeving.

4 Vorming van gedrag

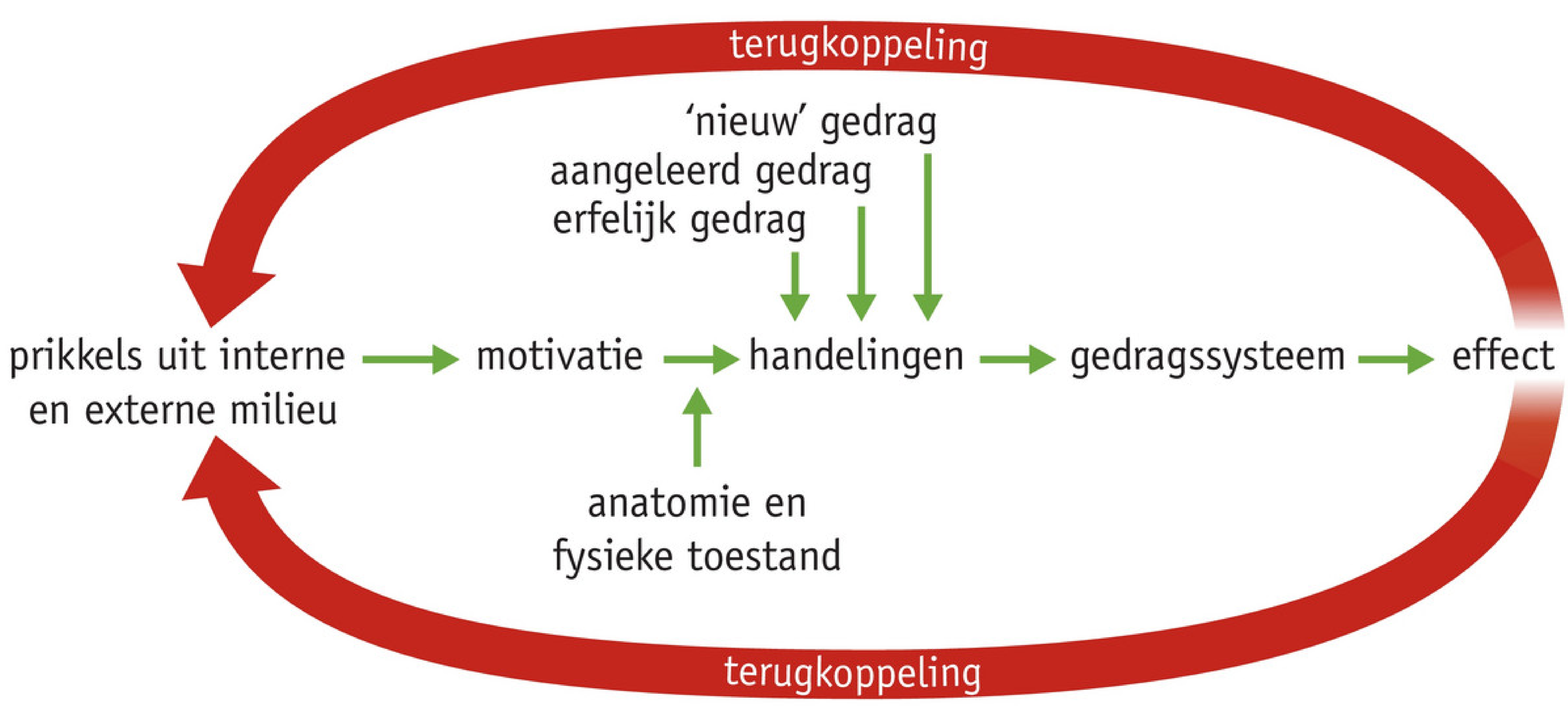
Zoogdieren vinden al snel na de geboorte de weg naar de tepel van hun moeder. Dat is wonderlijk! Niemand heeft ze immers verteld hoe dat werkt.

INFORMATIE STUURT HET GEDRAG

Gedrag heeft verschillende vormen en functies. Daarbij spelen **erfelijke eigenschappen** (aangeboren) en aangeleerde eigenschappen (ervaring) een rol. Welke handeling een dier of mens op een bepaald moment uitvoert, hangt af van de interactie met zijn omgeving.
Interne prikkels geven bijvoorbeeld een jong zoogdier informatie over zijn voedingstoestand. Externe prikkels zorgen voor informatie over de aanwezigheid van een tepel met melk. De hersenen combineren actuele informatie over het interne en externe milieu met erfelijke en aangeleerde gedragsinformatie. Als respons kan het dier erfelijk of aangeleerd gedrag uitvoeren of vertoont het dier nieuw gedrag. Bij het jonge zoogdier zal de informatie leiden tot zuiggedrag. Zuigen en slikken zijn handelingen die de zuigeling als erfelijk informatie van zijn (voor)-ouders heeft meegekregen. Alleen door dit gedrag op de juiste wijze uit te voeren, zal dit zoogdier zich voeden, overleven en volwassen worden.

Gedrag is niet alleen afhankelijk van prikkels en erfelijke informatie. Ook de fysiologie, de anatomie (bouw) en de ontwikkelingsfase van het dier beïnvloeden het gedrag. Een ziek dier vertoont ander gedrag dan een gezond dier. En een rups kent geen zuiggedrag; een rups zal het blad eten van de plant waar zijn moeder de eitjes heeft afgezet. Tijdens de levensloop van een dier verandert het gedrag door ontwikkeling en leerprocessen. Zo ontwikkelen volwassen dieren hun eigen voedselvoorkeur.

Door een of meer handelingen van een dier verandert het interne en/of externe milieu van het dier, waarna een nieuwe handeling kan ontstaan. Dit is een vorm van terugkoppeling. De opeenvolgende handelingen vormen het gedrag. Gedrag bestaat zo uit een mengsel van aangeboren, aangeleerde en eventueel nieuwe handelingen (zie afbeelding 37) en zal zo goed mogelijk zijn aangepast aan de milieuomstandigheden. Dit adequate gedrag vergroot de overlevingskansen en fitness van het dier. Informatie over adequaat gedrag kan via DNA of door leerprocessen aan de nakomelingen worden doorgegeven. Door natuurlijke selectie kan de frequentie van adequaat gedrag in de populatie toenemen.

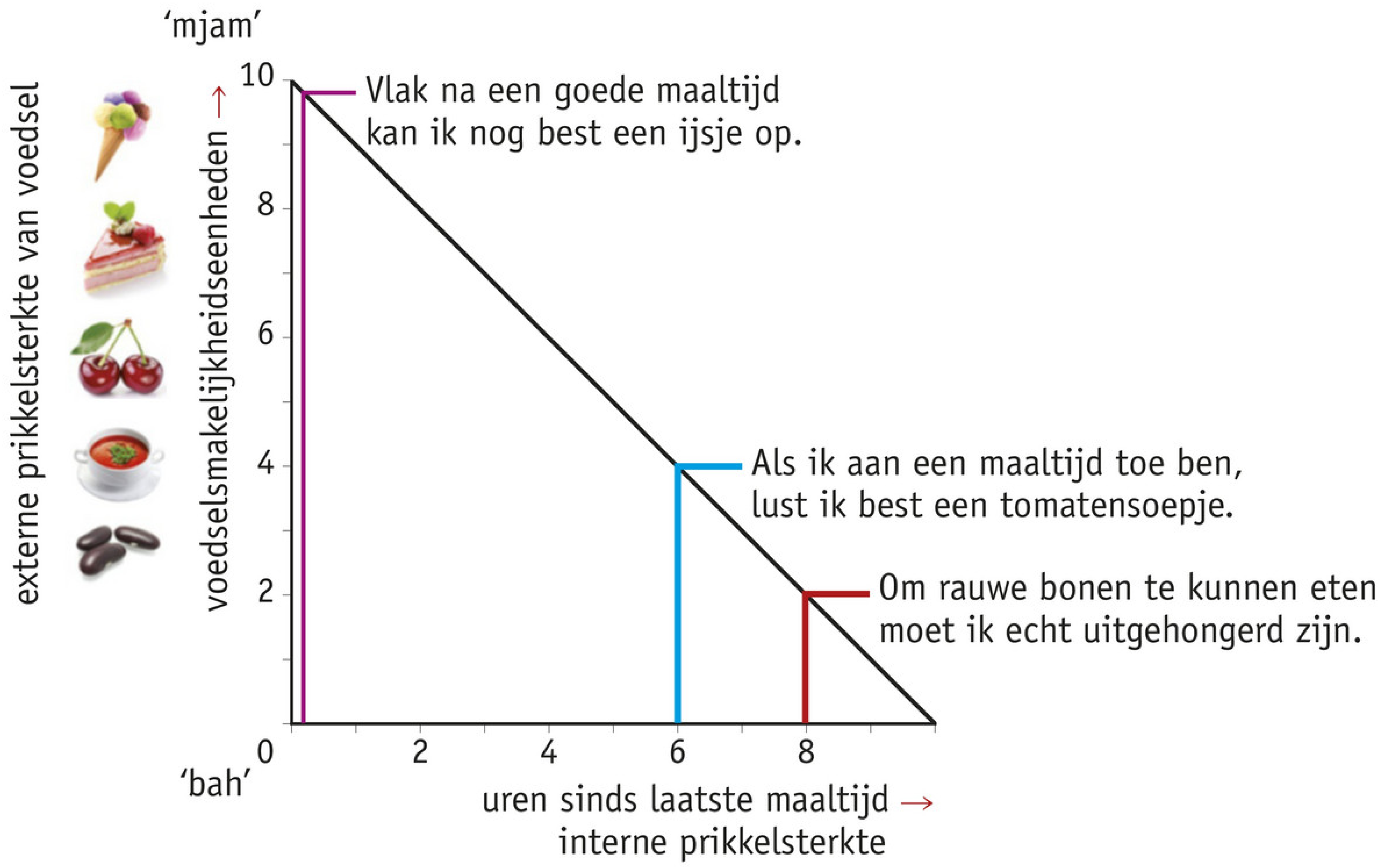


▶ **Afb. 37** Schema van factoren die bij de vorming van gedrag een rol spelen.

PRIKKELS EN MOTIVATIE

Dieren reageren op interne en externe prikkels. Het interne milieu van een dier streeft naar homeostase en dus naar normwaarden voor bijvoorbeeld de voedingstoestand, de vochttoestand en de temperatuur. De interne en externe prikkels bepalen grotendeels de motivatie en de kans dat een bepaald gedrag ontstaat.
Motivatie (drang) is de bereidheid om een bepaald gedragssysteem uit te voeren. Voorbeelden van motivatie zijn: voedingsdrang (honger en dorst), vluchtdrang (behoefte aan veiligheid) en voortplantingsdrang (paringsdrang, verzorgingsdrang). Motivaties voor verschillende gedragssystemen beïnvloeden elkaar. De motivatie om bepaald gedrag uit te voeren, wordt bepaald door de sterkte van interne en externe prikkels. Een zwakke interne prikkel in combinatie met een sterke externe prikkel kan toch voldoende motivatie teweegbrengen om een gedragssysteem in gang te zetten (zie afbeelding 38).

Afb. 38 Prikkelsterkte en voedingsgedrag.



VOEDINGSGEDRAG

Honger ontstaat doordat hormonen en zenuwen veranderingen over de voedingstoestand van het lichaam (interne prikkel) doorgeven aan de hersenen. Centra voor honger en dorst in de hersenstam verwerken deze gegevens. Het zien van lekker voedsel (externe prikkel) versterkt de motivatie voor voedingsgedrag (eetlust of voedingsdrang). Voordat je kunt gaan eten, moet je meestal een aantal voorbereidende handelingen verrichten. Het eten van het voedsel stimuleert in het begin je eetlust, later remt het je eetlust. Als je voldoende hebt gegeten, verdwijnen de honger en de motivatie, doordat zintuigen de verandering in je lichaam waarnemen. Je bent verzadigd en bovendien is de externe prikkel verdwenen.
Effectieve handelingen verminderen de prikkels en verzwakken uiteindelijk de motivatie. Een sterkere externe prikkel kan de motivatie voor voedingsgedrag weer doen toenemen.

PERIODIEKE INVLOEDEN

Regelmatig terugkerende schommelingen van prikkelsterkten in het interne of externe milieu noem je **periodieke invloeden**. Het zenuwstelsel en hormoonstelsel regelen de communicatie tussen de organen en de hersenen, en kunnen de motivatie beïnvloeden. Concentratieveranderingen van neurotransmitters in de hersenen veroorzaken een erfelijk slaap-waakritme.

Voortplantingsdrang komt voor een deel tot stand door de afgifte van hormonen. Een verandering van de concentratie van geslachtshormonen is een interne **voortplantingsprikkel**. Voor voortplantingsdrang zijn daarnaast externe prikkels noodzakelijk zoals de aanwezigheid van een nestplaats en een geschikte partner. De concentratie van de voortplantingshormonen verandert tijdens de levenscyclus. Dit leidt tot gedragsverandering in de puberteit en adolescentie. Het slaap-waakritme en veranderingen tijdens de levenscyclus volgen een erfelijk bepaalde **biologische klok**.
De hormoonspiegel kan ook veranderen onder invloed van maandelijkse of jaarlijkse cycli, bijvoorbeeld veranderingen in de daglengte of de temperatuur. Bij veel diersoorten heeft de daglengte invloed op de voortplantingsactiviteit. Bij vogels gaat de hypofyse onder invloed van de toenemende hoeveelheid licht in het voorjaar hormonen afgeven. Onder invloed van deze hypofysehormonen komen de geslachtsorganen tot ontwikkeling en produceren ze geslachtshormonen. De geslachtscellen rijpen en de secundaire geslachtskenmerken komen tot ontwikkeling. Onder invloed van de geslachtshormonen kan de motivatie voor voortplantingsgedrag toenemen. Mannetjes en vrouwtjes die geslachtsrijp zijn, vertonen baltsgedrag. In het najaar neemt de afgifte van hypofysehormonen weer af en krimpen de geslachtsorganen.
Ook bij verschillende soorten vissen, reptielen en zoogdieren speelt licht een rol bij de ontwikkeling van geslachtscellen en bij de totstandkoming van voortplantingsgedrag. Bij amfibieën worden deze processen mede beïnvloed door de temperatuur. Als in het voorjaar de temperatuur stijgt, vertonen amfibieën voortplantingsgedrag.

opdrachten

43 a Op welke manier is erfelijke informatie over gedrag ‘opgeslagen’ in je lichaam?
b Op welke wijze is informatie over aangeleerd gedrag opgeslagen in je lichaam?

44 Wat is de motivatie voor de heideblauwtjes (zie afbeelding 32) om baltsgedrag te vertonen?

45 In afbeelding 38 zie je de invloed van de prikkelsterkte op het voedingsgedrag. Je hebt een behoorlijke hoeveelheid kersen gegeten en bent verzadigd. Een sterkere prikkel kan het voedingsgedrag weer doen toenemen.
a Welke sterkere prikkel wordt hier bedoeld?
b Een gezegde is: ‘Honger maakt rauwe bonen zoet’.
Leg met behulp van dit gezegde uit dat interne prikkels en externe prikkels beide van invloed zijn op motivatie en gedrag.
c Het Voedingscentrum adviseert om niet met een lege maag boodschappen te gaan doen.
Verklaar dit advies.
d De motivatie voor voedingsgedrag wordt geremd door het effect van voedingsgedrag.
Is dit een voorbeeld van negatieve terugkoppeling? Licht je antwoord toe.
e Je kunt honger (interne prikkel) hebben en toch geen eetlust (voedingsdrang).
Geef een voorbeeld van een interne prikkel en van een externe prikkel die je de eetlust kan ontnemen.

46 a Adequaat voedingsgedrag voor een topsporter is heel anders dan voor iemand die een zittend beroep heeft. Leg dit uit.

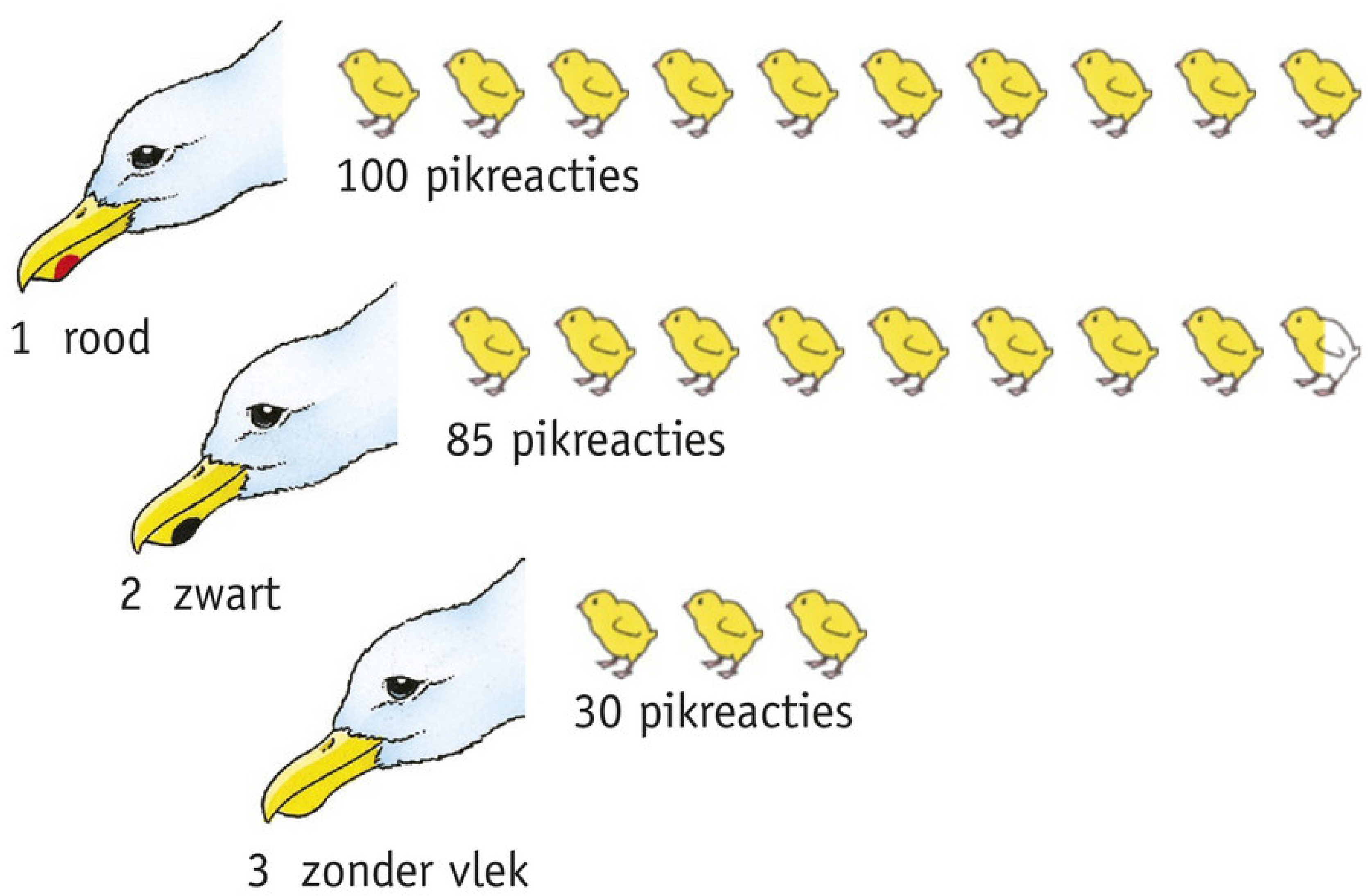
b De winkelstraat is vol mensen, er klinkt mooie muziek en de panden hebben een fraaie architectuur. Je merkt daar weinig van, want het regent keihard en je wilt snel naar binnen.
Welk voordeel heeft het selecteren van belangrijke veranderingen (prikkels) in je omgeving?

47 Een kweker van vogels wil dat zijn vogels vroeger in het voorjaar eieren gaan leggen.
Wat zou de kweker kunnen doen om dit voor elkaar te krijgen? Leg je antwoord uit.

SLEUTELPRIKKELS EN SUPRANORMALE PRIKKELS

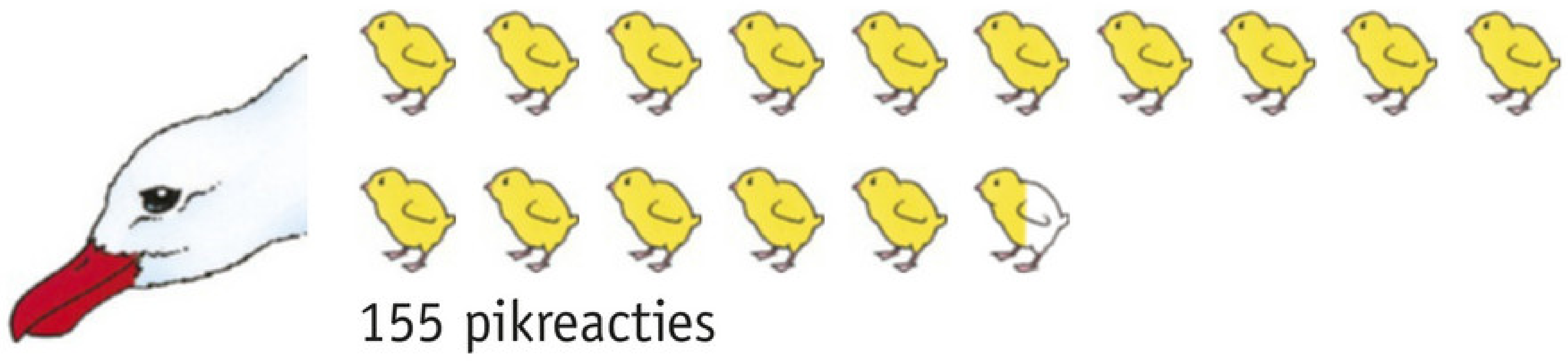
De etholoog Niko Tinbergen deed onderzoek naar de invloed van bepaalde prikkels op het gedrag van meeuwenjongen. Het viel hem op dat een meeuw voedsel opbraakt voor een jong, wanneer het jong naar de rode vlek op de snavel van de ouder pikt. Uit onderzoek blijkt dat hongerige meeuwenjongen ook naar de rode snavelvlek op een model van de kop van een meeuw pikken (zie afbeelding 39). Naar een model met een zwarte snavelvlek pikken ze minder vaak en naar een model zonder snavelvlek pikken ze vrijwel niet. Blijkbaar veroorzaakt de rode vlek een sterkere motivatie voor het pikgedrag dan de kop van de meeuw. Een prikkel die een doorslaggevende rol speelt bij het ontstaan van bepaald gedrag, noem je een **sleutelprikkel**. De rode snavelvlek is een sleutelprikkel voor het pikgedrag van meeuwenjongen. Door sleutelprikkels komt erfelijk gedrag tot uiting.

Afb. 39 Een rode snavelvlek is de sleutelprikkel voor het pikgedrag van meeuwenjongen.



Aan meeuwenjongen werd ook een volledig rode snavel aangeboden. Hier pikten de meeuwenjongen nog vaker naar dan naar een gele snavel met een rode vlek (zie afbeelding 40). Ook uit andere experimenten blijkt dat bepaalde prikkels een sterkere motivatie en grotere kans op respons opwekken dan de gewone sleutelprikkel. Je noemt een dergelijke prikkel een **supranormale prikkel** (onweerstaanbare prikkel).

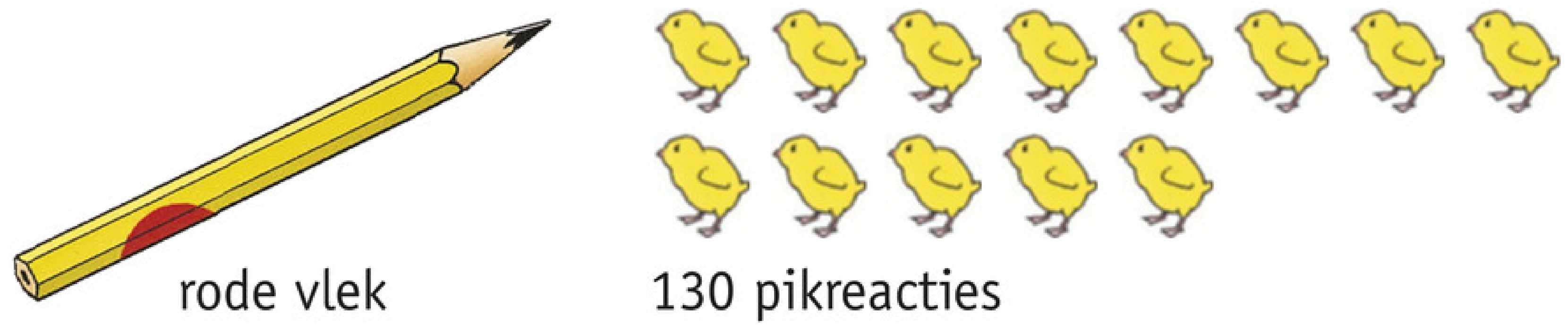
Afb. 40 Een rode snavel is een supranormale prikkel.



De respons op sleutelprikkels is gebaseerd op erfelijke informatie en is voorspelbaar. Andere dieren of mensen kunnen deze voorspelbaarheid van de erfelijke respons handig gebruiken. Het vrouwtje van de koekoek legt haar eieren in het nest van een andere vogel die ze vervolgens uitbroedt. Voor de andere vogel is het zien van het grotere koekoeksei een supranormale prikkel voor het broedgedrag.

opdrachten

48 a Een potlood met een rode vlek (zie afbeelding 41) blijkt bij meeuwenjongen een sterker pikgedrag op te wekken dan een model met een rode snavelvlek. Het zien van zo'n potlood kun je zowel een sleutelprikkel als een supranormale prikkel noemen. Leg dit uit.



► **Afb. 41** Het zien van zo'n potlood kan zowel een sleutelprikkel als een supranormale prikkel zijn.

b Een mannelijk roodborstje verdedigt in het voorjaar zijn territorium tegen andere roodborstmannetjes. Het mannetje neemt dan onder andere een dreighouding aan (zie afbeelding 42.1). Het mannetje neemt ook een dreighouding aan tegen een opgezet roodborstmannetje dat in het territorium wordt gezet. Tegen een roodborstmannetje zonder rode keelvlek wordt geen dreighouding aangenomen. Tegen een propje felrode watten op een ijzerdraadje wordt een zeer sterke dreighouding aangenomen (zie afbeelding 42.2).
Wat is de sleutelprikkel bij dit territoriumgedrag van het roodborstje? En wat is de supranormale prikkel bij dit territoriumgedrag?

c Stierenvechters gebruiken een rode lap om de stier uit te dagen. Stieren zijn kleurenblind.
Wat kan de sleutelprikkel zijn voor het aanvalsgedrag van de stier?

▼ **Afb. 42** Roodborstje.



1 dreighouding



2 Tegen een propje rode watten wordt een zeer sterke dreighouding aangenomen.

49 Het vrouwtje van de koekoek legt haar eieren in de nesten van andere soorten vogels, zoals een karekiet. Een karekiet is veel kleiner dan een koekoek. Het koekoeksjong is al snel veel groter dan de karekieten die het koekoeksjong verzorgen. De opengesperde bek van een koekoeksjong is rood. Onderzoekers voerden een experiment uit waarbij ze twee karekietnesten aan elkaar vastmaakten, één met een karekietenjong en één met een koekoeksjong. Er was slechts één karekietenouderpaar dat de zorg voor beide jongen op zich kon nemen. Het paar bleek beide jonge vogeltjes evenveel voedsel aan te bieden. In het onderzoeksverslag wordt de opengesperde bek van een koekoeksjong beschreven als een supranormale prikkel voor de karekietouders.

a Wat was het resultaat van dit onderzoek?

b Hoe kun je de bewering in het onderzoeksverslag noemen: een hypothese, een waarneming of een conclusie?

c Kunnen de onderzoekers de conclusie trekken dat een opengesperde bek van een koekoeksjong een supranormale prikkel voor de karekietouders is? Leg je antwoord uit.

▼ **Afb. 43** Vader met babydochter.



SLEUTELPRIKKELS BIJ MENSEN

Ook mensen zijn gevoelig voor sleutelprikkels. Zij vinden bijvoorbeeld bepaalde kenmerken van een baby schattig. Een rond gezicht, bolle wangen, een hoog naar voren gewelfd voorhoofd, grote ogen, een wipneus, een klein zuigmondje, een in verhouding groot hoofd en mollige lichaamsvormen zijn sleutelprikkels (zie afbeelding 43). Ze veroorzaken bij veel mensen een neiging tot verzorgen en vertroetelen. In afbeelding 44 zie je links de kopjes van jonge dieren die mensen schattig vinden en willen vertroetelen en rechts koppen waarbij de sleutelprikkels hiervoor ontbreken.

▼ **Afb. 44** Koppen van dieren met en zonder sleutelprikkels voor vertroetelen.



Je kunt de sleutelprikkels bij knuffeldieren en stripfiguren extra benadrukken zodat ze werken als supranormale prikkels (zie afbeelding 46). Een voorbeeld van een supranormale prikkel bij mensen is felrood gekleurde lippen (zie afbeelding 45). Supranormale prikkels verleiden vaak tot ondoelmatig gedrag. De respons van mensen op sleutel- en supranormale prikkels is ook erfelijk maar minder voorspelbaar dan bij dieren. Mensen kunnen, door hun bewustzijn, afleren om op sleutelprikkels te reageren. Dat neemt niet weg dat sleutelprikkels en supranormale prikkels een grote invloed op het gedrag van mensen kunnen hebben. In de reclame wordt van sleutel- en supranormale prikkels handig gebruikgemaakt (zie afbeelding 47).

▼ **Afb. 45** Supranormale prikkel: vuurrode lippen.



▼ **Afb. 46** Supranormale prikkels bij een pop.



▼ **Afb. 47** Bij reclame worden vaak de kleuren rood en geel gebruikt.



▼ **Afb. 48** Logo van het Wereld Natuur Fonds.

opdrachten

50 In afbeelding 45 hebben de vrouwen rode lippen.

- **a** Welke motivatie wordt (biologisch gezien) versterkt door deze prikkel in afbeelding 45?
- **b** Van welke sleutelprikkels is bij de pop in afbeelding 46 gebruikgemaakt?

51 Het Wereld Natuur Fonds gebruikt als symbool de panda (zie afbeelding 48). Dit symbool blijkt veel mensen aan te spreken.
Leg uit hoe dit komt.

52 Supranormale prikkels spelen ook in de mode een grote rol. In afbeelding 49 zie je een mannequin met daarnaast een modetekening. Bij de selectie van mannequins wordt gelet op bepaalde uiterlijke kenmerken die fungeren als supranormale prikkels.

- **a** Noem twee van deze kenmerken.
- **b** In de modetekening van afbeelding 49.2 zijn de supranormale prikkels nog extra aangezet.
 Geef hiervan twee voorbeelden.

▶ **Afb. 49**



1 mannequin

2 modetekening

CONTEXT Wetenschap

Suikerverslaving bestaat niet

Iedereen heeft weleens zin in iets zoets: een gebakje, een ijsje of een snoepje. Er wordt beweerd dat mensen overgewicht hebben door de verslavende werking van suiker. Han de Jong van de Universiteit Utrecht concludeert in zijn promotieonderzoek dat suiker niet verslavend is, tenminste niet op de manier zoals verslavende drugs.

Wel zijn er overeenkomsten tussen drugs en suiker. Interne en externe prikkels lokken voedingsgedrag uit, bijvoorbeeld de geur van lekker eten of de reclame over voedsel. Bij die motivatie om te eten speelt de stof dopamine een belangrijke rol. Suiker veroorzaakt dopamineafgifte in het beloningssysteem in ons brein en in dat opzicht lijkt het op verslavende drugs. Dit is de reden dat mensen suikerrijk eten zo aantrekkelijk vinden. Drugs kunnen na verloop van tijd het dopaminesysteem echt veranderen, waardoor je niet meer zonder kunt en verslaafd bent. Suiker eten geeft weliswaar een gevoel van beloning, maar je wordt er niet van afhankelijk.

Han de Jong stelt dan ook dat het belangrijk is dat we ons daarvan bewust zijn, zeker als het gaat om kwetsbare, gemakkelijk te beïnvloeden hersenen zoals die van kinderen. Stellen dat suiker écht verslavend is zoals cocaïne, gaat te ver.

Naar: https://www.gezondheidsnet.nl/overgewicht-en-afvallen/suikerverslaving-bestaat-niet, juni 2015.

▼ **Afb. 50** Lekker zoet!



opdrachten

53 **a** Waarom zijn volgens het onderzoek drugs wel verslavend maar suiker niet echt?

b Het vrijkomen van dopamine bij de consumptie van suiker veroorzaakt een plezierig gevoel.
Welke interne en externe prikkel versterken de motivatie voor het consumeren van suiker?

c Welke schadelijke gevolgen kan overmatige suikerconsumptie hebben?

54 In sommige landen wordt extra belasting geheven op suikerhoudende producten om de suikerconsumptie te verminderen. Er zijn meer maatregelen mogelijk, bijvoorbeeld het verbieden van de verkoop van suikerhoudende producten of voorlichting geven op scholen over de gezondheidseffecten.
Welke (combinatie van) maatregelen heeft jouw voorkeur? Onderbouw je mening met argumenten.

Leerdoelen

– Je kunt leerprocessen herkennen en beschrijven en de functie van leren uitleggen.

5 Aangepast gedrag

Direct na de geboorte zuigt een hongerige baby net zo hard op een pink als aan de borst. Erfelijk gedrag is dus niet in elke situatie effectief. Om wormen te lokken maken jonge kieviten trappelende bewegingen op vochtig grasland, maar ook op een natte dweil. Gelukkig trappelt na een tijdje de jonge kievit niet meer op de natte dweil: hij heeft geleerd!

LEERPROCESSEN

Behalve door prikkels wordt gedrag gevormd door erfelijke factoren en door **leerprocessen**. Het genotype van mensen en dieren bevat informatie over gedragssystemen voor veel situaties. Het grote voordeel van erfelijk gedrag is dat dieren en mensen al vanaf de geboorte adequaat gedrag kunnen vertonen in bekende situaties. Het nadeel van erfelijk gedrag is dat het star is en in een onverwachte situatie niet altijd effectief (zie afbeelding 51). In een leerproces verandert het gedrag van een dier duurzaam (langdurig) onder invloed van externe prikkels. Op basis van ervaringen gedurende de levensloop kan het dier adequaat gedrag ontwikkelen door leerprocessen.

▶ **Afb. 51** Erfelijk (aangeboren) gedrag.



1 bij een baby



2 bij een kievit

opdracht

55 Voor elke handeling is het aandeel van erfelijke factoren en het aandeel van leerprocessen verschillend.
Noteer van de volgende gedragssystemen of ze grotendeels worden bepaald door erfelijke factoren of grotendeels door leerprocessen.
1 Een papegaai spreekt woorden uit.
2 Een stekelbaars voert een baltsritueel uit.
3 Een reddingshond gaat op zoek naar een slachtoffer.
4 Een kangoeroejong kruipt na de geboorte in de buidel.
5 Een meisje speelt piano.

MANIEREN VAN LEREN

Wat een dier kan leren, is afhankelijk van de soort waartoe het dier behoort. Een tijger leert bijvoorbeeld andere dingen dan een giraffe. Leren kan op verschillende manieren plaatsvinden: door inprenting, door gewenning, proefondervindelijk en door inzicht. Dieren leren van soortgenoten (of mensen) door imitatie en door conditionering. Leerprocessen komen van nature voor of worden gebruikt om gedrag gericht te beïnvloeden, bijvoorbeeld door dressuur, opvoeding en onderwijs.

INPRENTING EN GEWENNING

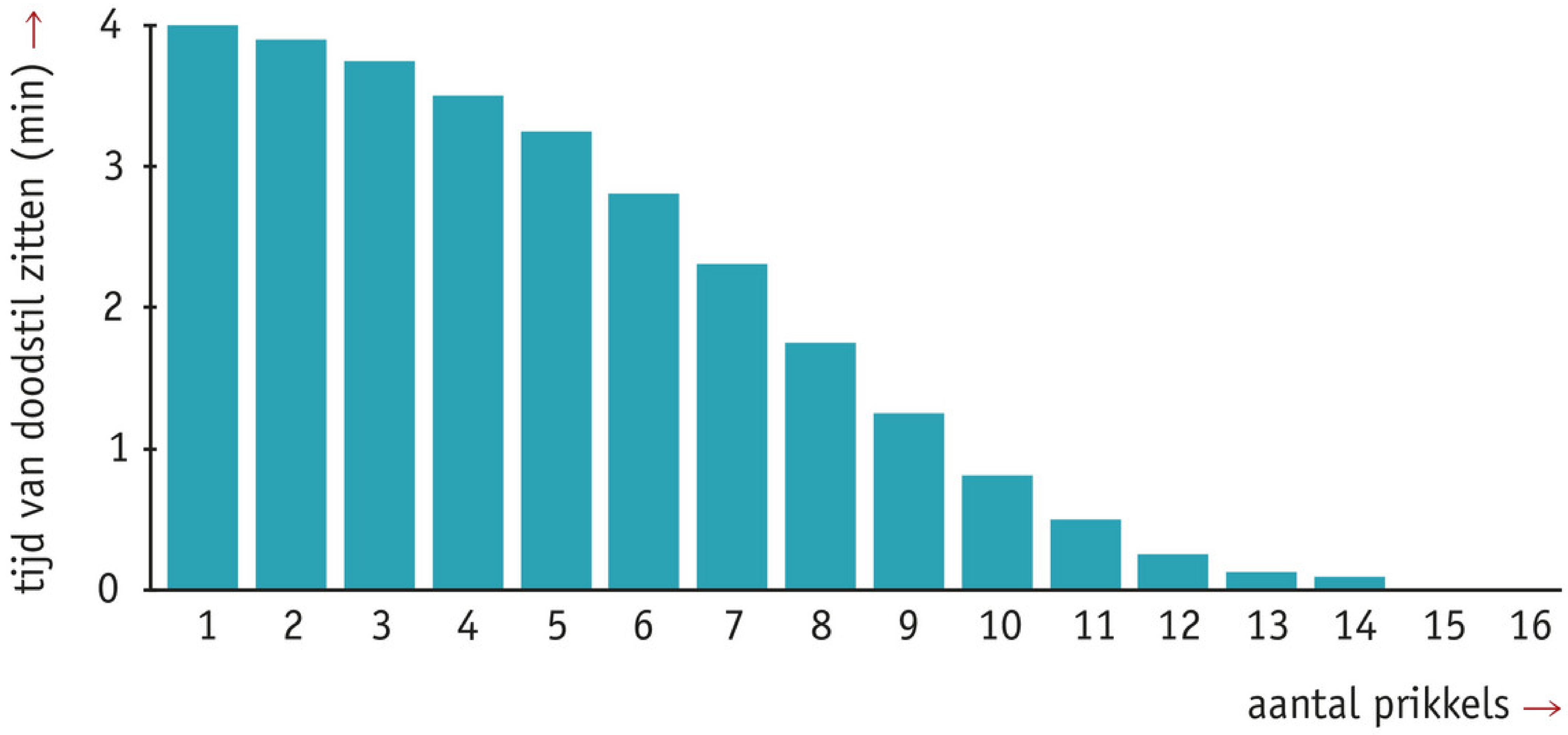
Je spreekt van **inprenting** wanneer dieren iets alleen leren in een bepaalde, korte periode in hun leven (**gevoelige periode**). Het leren herkennen van ouders of soortgenoten berust bij veel diersoorten op inprenting. Jonge ganzen gaan al snel na het uitkomen van de eieren op stap, achter hun moeder aan. Tussen het twaalfde en het zeventiende uur na het uitkomen leren de jonge ganzen hoe hun moeder eruitziet. In deze periode kunnen ze ook iets anders als hun moeder aanvaarden, als dit op een bepaalde manier beweegt en bepaalde geluiden maakt (zie afbeelding 52).

▶ **Afb. 52** Inprenting bij ganzen.



Als de kans op een reactie op een prikkel afneemt bij herhaaldelijke toediening van een prikkel, spreek je van **gewenning**. Een muis vertoont een schrikreactie na een hard geluid (zie afbeelding 53). De muis duikt dan in elkaar en blijft even doodstil zitten. Wanneer het geluid wordt herhaald, duurt de schrikreactie steeds korter. Op het laatst blijft de schrikreactie uit. Het dier is dan gewend geraakt aan het geluid. Bij gewenning gaat het om het afleren van reacties op bepaalde prikkels uit het milieu.

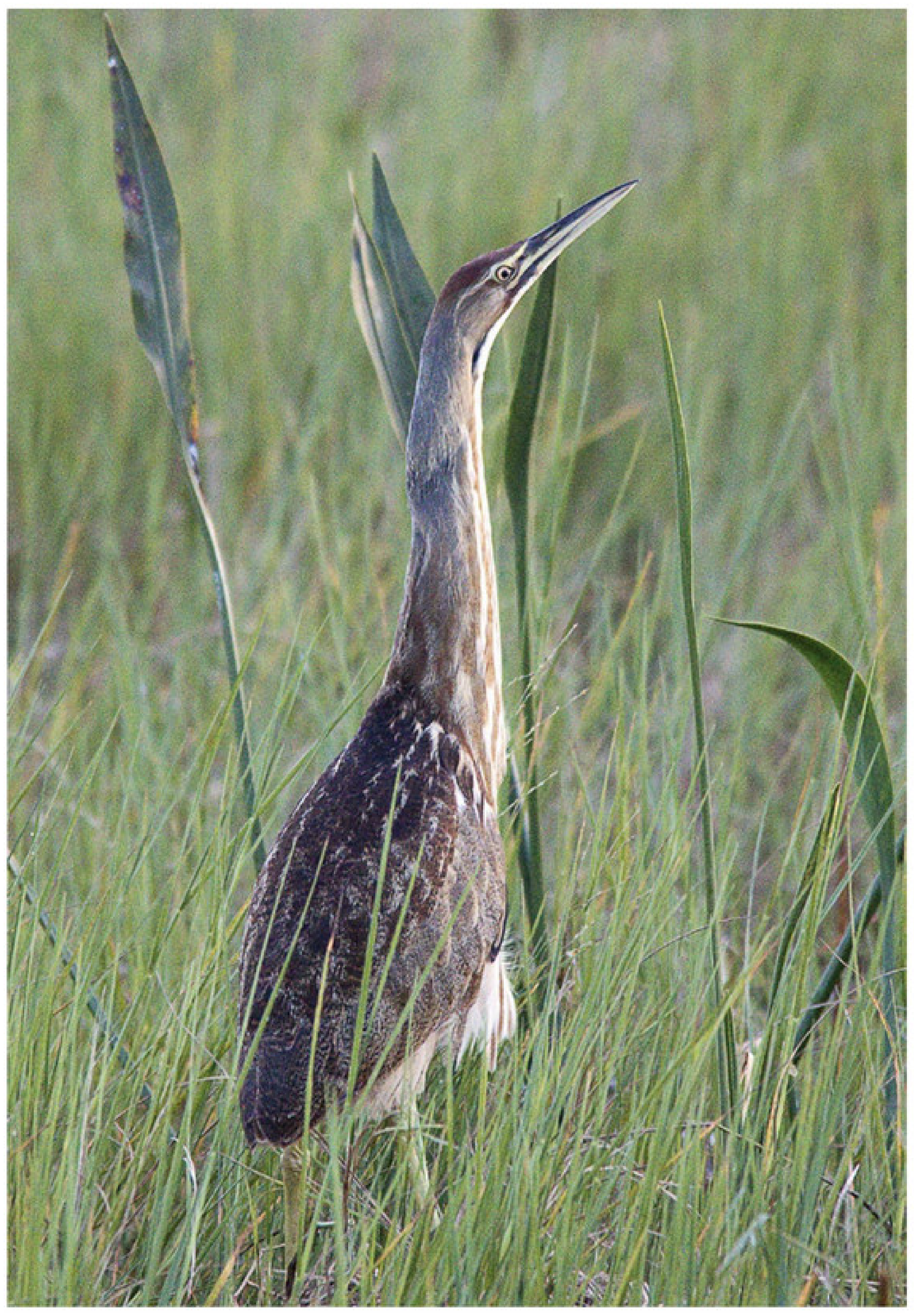
▶ **Afb. 53** Gewenning bij een muis.



opdrachten

56 Als je een parkiet tam wilt maken, moet je deze zo vroeg mogelijk bij de ouders vandaan halen.
Leg uit waarmee dat samenhangt.

▼ **Afb. 54** Roerdomp in de paalhouding.



57 Bij een muis is gewenning opgetreden voor een bepaald hard geluid. De muis reageert niet meer op het geluid.

a Verwacht je een reactie als je deze muis aan een felle lichtflits blootstelt? Leg je antwoord uit.

b Wat is onder natuurlijke omstandigheden het nut van gewenning?

58 Wanneer de roerdomp, een in Nederland zeldzame reigersoort, merkt dat er gevaar dreigt, neemt hij de 'paalhouding' aan (zie afbeelding 54). Wordt de bedreiging sterker, dan pikt de roerdomp naar de ogen van de aanvaller. Onderzoekers konden deze afweerreactie steeds weer opwekken met een bepaald model: een kartonnen vlak met twee opgeplakte schijven. De oogpikbeweging van een roerdomp kan erfelijk zijn vastgelegd. Ook is het mogelijk dat dit gedrag is aangeleerd.

a Hoe zou de methode van dit experiment eruit kunnen zien waarmee je kunt vaststellen of het naar de ogen pikken bij de roerdomp erfelijk is vastgelegd of is aangeleerd? Je mag er bij je experiment van uitgaan dat je de beschikking hebt over een groot aantal broedende roerdompen.

b Welk resultaat van het experiment leidt tot de conclusie dat het oogpikgedrag erfelijk is vastgelegd? En welk resultaat leidt tot de conclusie dat het gedrag is aangeleerd?

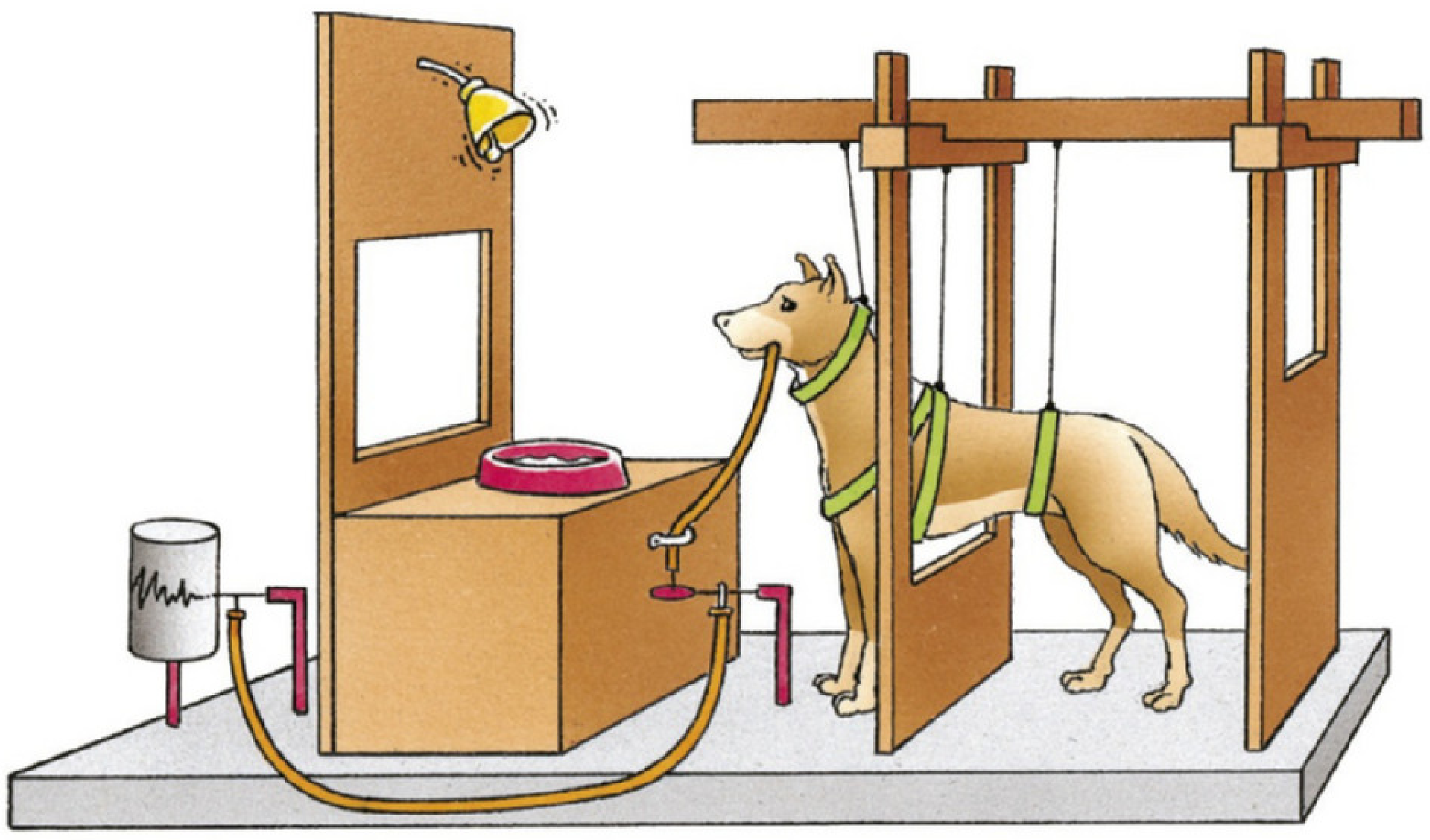
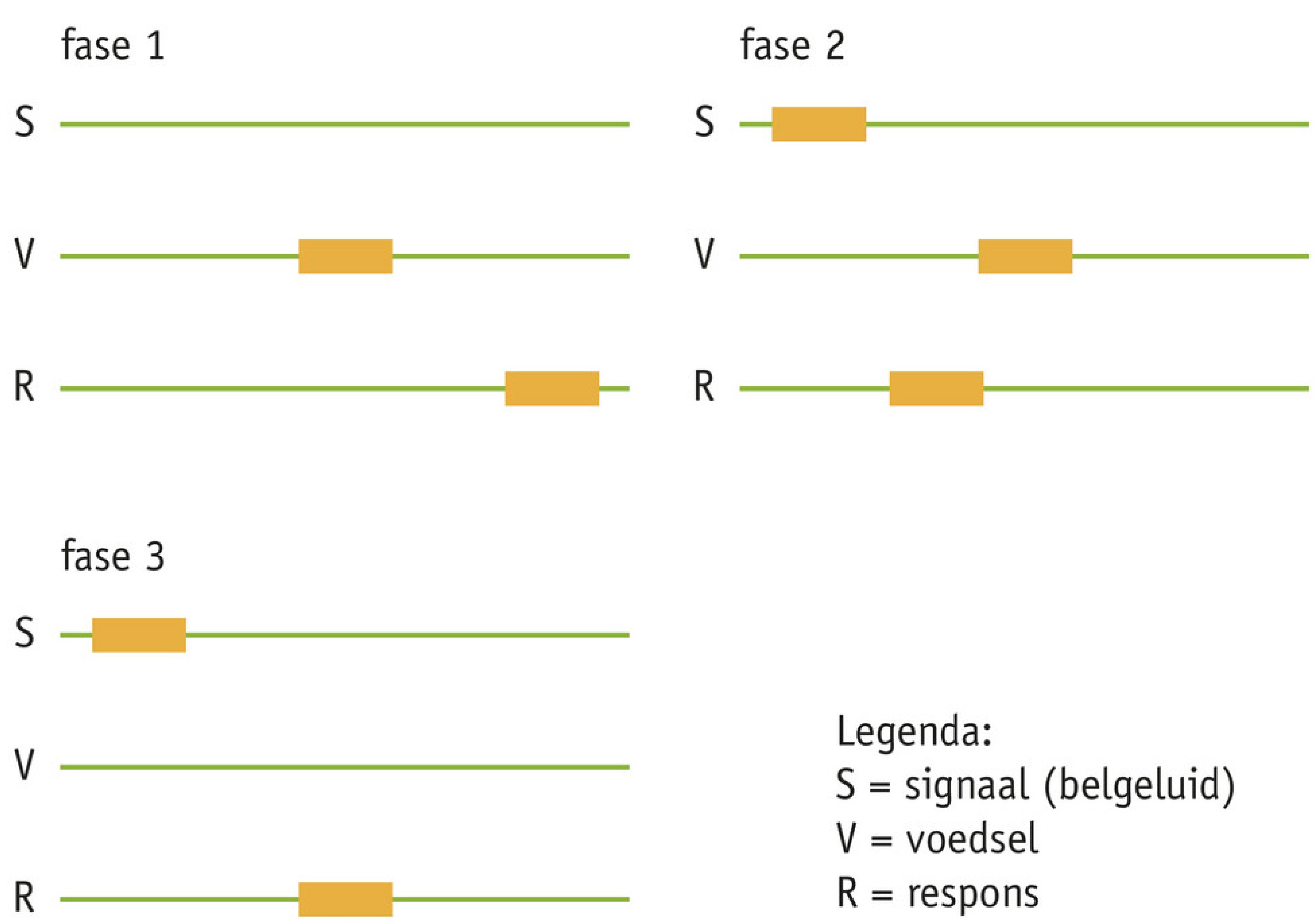
CONDITIONERING

Bij **conditionering** leert een dier of mens bepaald gedrag door 'beloning' of 'straf'. Conditionering onder natuurlijke omstandigheden heet **proefondervindelijk** leren. Daarbij leren dieren van het effect dat bepaald gedrag oplevert. Een insectenetende vogel bijvoorbeeld vermijdt alle zwartoranje gekleurde rupsen, na enkele keren de vieze smaak van een zwartoranje rups te hebben geproefd. Je noemt dit proefondervindelijk leren ook wel leren door '**trial and error**'. Als de uitgevoerde handeling geen beloning oplevert, neemt de frequentie van de handeling af. Bij beloning neemt de handelingsfrequentie juist toe.
Leren door conditioneren wordt veel toegepast bij dressuur, bij het trainen van honden en bij het dresseren van bijvoorbeeld dolfijnen. Ook in opvoeding en onderwijs speelt conditionering een rol.

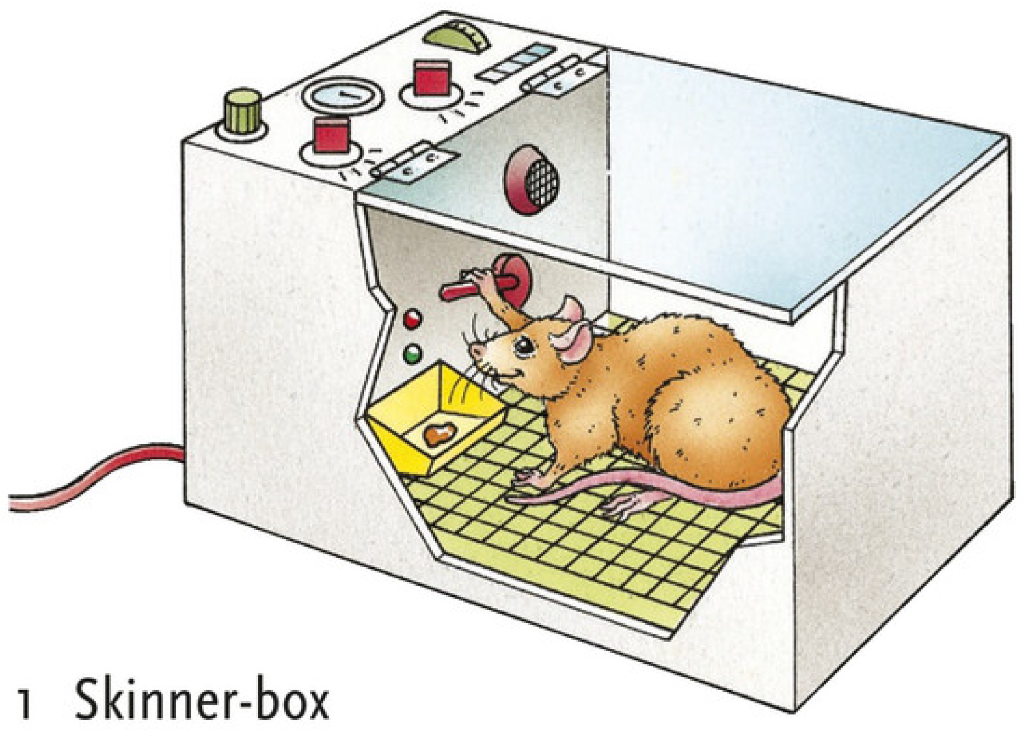
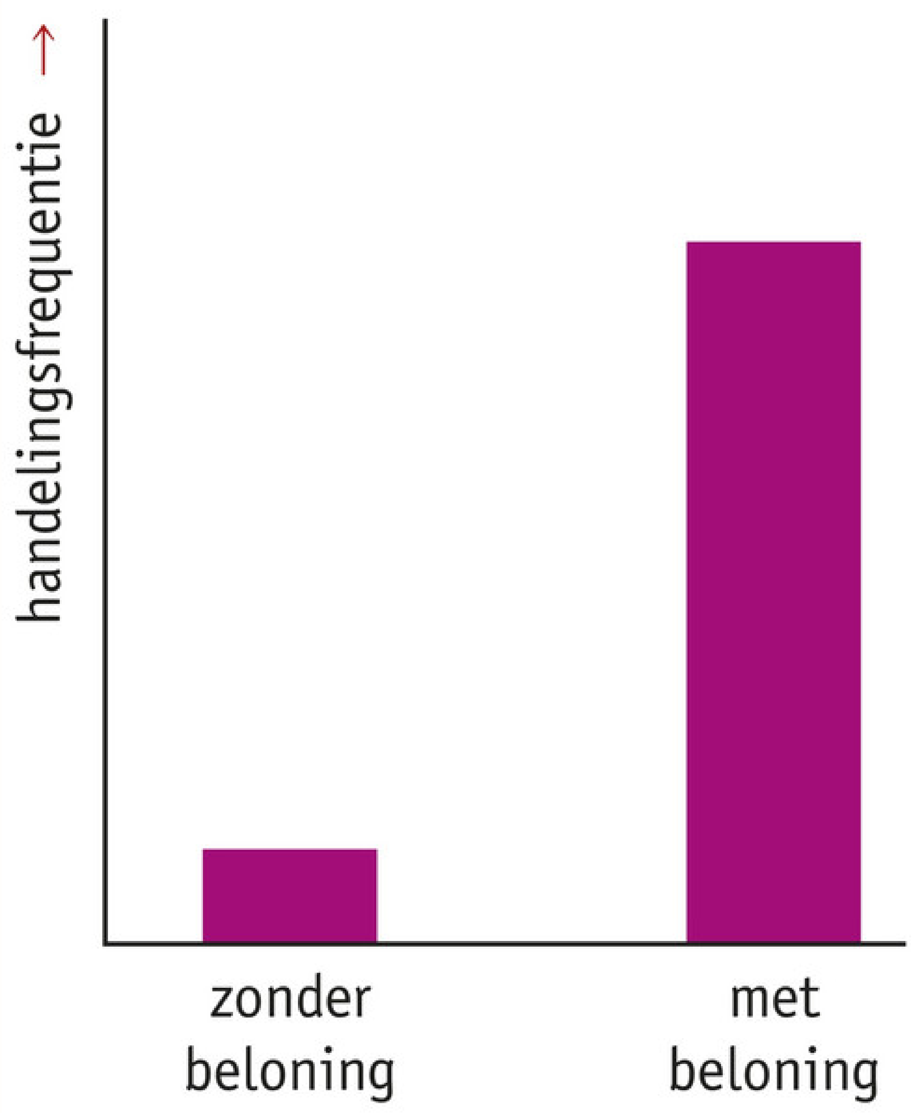
PAVLOV-EFFECT, DE SKINNER-BOX EN DOPAMINE

Een klassiek voorbeeld van conditionering zijn de proeven van de Russische gedragsonderzoeker Ivan Pavlov aan het begin van de twintigste eeuw. Hij liet zien dat een natuurlijke prikkel (voedsel) kan worden vervangen door een kunstmatige prikkel (een belgeluid) bij het veroorzaken van een natuurlijke respons (zie afbeelding 55). Pavlov noemde deze reactie een **geconditioneerde reflex** en staat nu bekend als de Pavlov-reactie. Bij een geconditioneerde reflex veroorzaakt een kunstmatige prikkel een bepaald gedrag (respons) dat oorspronkelijk niet door die prikkel werd veroorzaakt.
In de jaren vijftig van de vorige eeuw publiceerde de Amerikaanse psycholoog Burrhus Skinner een manier om gedrag te beïnvloeden via beloning. Skinner ontwikkelde een 'leermachine' voor dieren: de **Skinner-box** (zie afbeelding 56). Door een beloning na een handeling ontstaat in de hersenen de neurotransmitter dopamine. Dopamine geeft een geluksgevoel. Bij dieren en mensen kan door beloning het meest uiteenlopende gedrag worden aangeleerd. Mensen kunnen er bewust voor kiezen om hun gedrag niet te laten beïnvloeden door een aangeboden beloning.

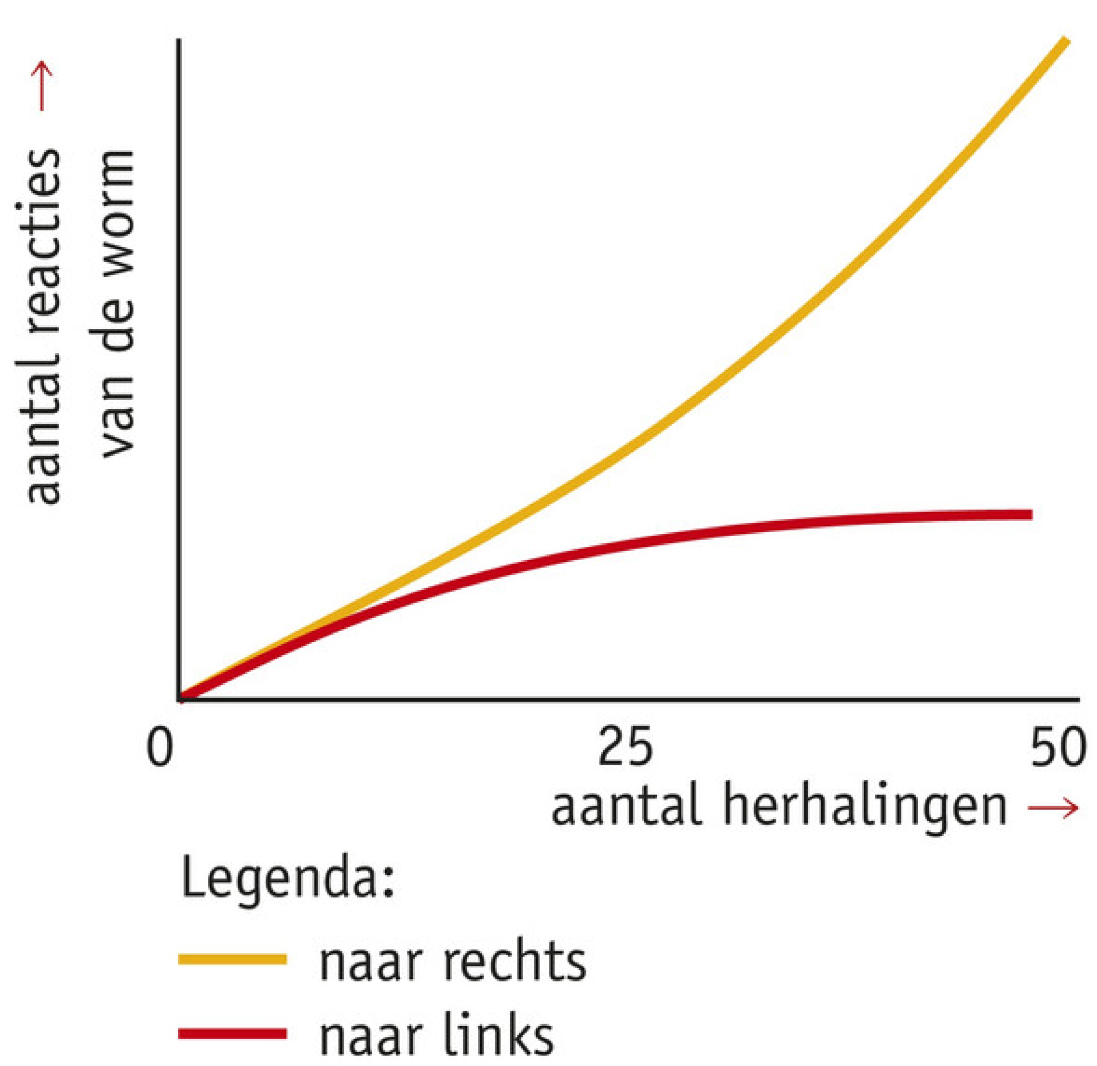
▼ Afb. 55

ONDERZOEK	PAVLOV-REACTIE
Inleiding	Als een hond voedsel in zijn bek krijgt (natuurlijke prikkel), gaan zijn speekselklieren speeksel produceren (respons).
Onderzoeksvraag	Kan een kunstmatige prikkel dezelfde respons veroorzaken als een natuurlijke prikkel?
Hypothese	Een kunstmatige prikkel kan dezelfde respons veroorzaken als een natuurlijke prikkel.
Experiment	Pavlov bracht door de wang van de hond een buisje aan in een speekselklier, zodat de hoeveelheid geproduceerd speeksel kon worden gemeten (zie afbeelding 1).  1 proefopstelling Hij onderscheidde drie fasen: 1 Geef het dier eerst alleen voedsel. 2 Bied een aantal malen voedsel aan, dat telkens wordt voorafgegaan door een bepaald geluid. 3 Laat tot slot alleen het belgeluid horen. Meet bij elke fase de hoeveelheid geproduceerd speeksel.
Resultaat	 2 schema behandeling en resultaat
Conclusie	

▼ Afb. 56

ONDERZOEK	SKINNER-BOX
Inleiding	Met de Skinner-box kon Skinner laten zien hoe gedrag door beloning beïnvloed kan worden. Een hongerige rat die in de kooi wordt gezet, zal vroeg of laat op het hefboompje drukken.
Onderzoeksvraag	Kan het gedrag van een rat worden beïnvloed door gewenst gedrag te belonen?
Hypothese	Gedrag kan worden beïnvloed door gewenst gedrag te belonen.
Experiment	In de Skinner-box bevindt zich een hefboompje. Wanneer een rat daarop drukt, valt een voedselbrokje in de voerbak. Het aantal keren dat het hefboompje door de rat wordt ingedrukt, wordt geregistreerd.  1 Skinner-box
Resultaat	 2 behandeling en resultaat
Conclusie	

▼ **Afb. 57** Leren door conditionering bij een regenworm.



opdrachten

59 Veel dieren kun je dresseren door conditionering, zelfs een regenworm. Tijdens een experiment kon een regenworm in een T-vormige buis kiezen tussen linksaf of rechtsaf gaan. Als de worm linksaf ging, kreeg hij een zwakke elektrische schok. Als hij rechtsaf ging, kreeg hij een sappig slablaadje. In het begin ging de worm ongeveer even vaak linksaf als rechtsaf. Na ongeveer honderd keer ging de worm alleen nog maar rechtsaf.

a Teken schematisch de proefopstelling voor het conditioneren van de regenworm.

b In afbeelding 57 is het resultaat van het experiment weergegeven. Welke conclusie kun je trekken uit dit experiment?

60 In afbeelding 55 zie je het experiment van Pavlov. De resultaten staan in een schema.
- **a** Formuleer het resultaat in woorden voor fase 1, 2 en 3.
- **b** Formuleer de conclusie van het experiment van Pavlov.

61 Als je de bel van de ijscokar hoort, wil je een ijsje gaan kopen.
Hoe kun je deze reactie verklaren volgens Pavlov?

62 De meeste fabrikanten hebben een logo (beeldmerk) voor hun producten.
Om de markt kennis te laten maken met hun product, wordt het product vaak een keer gratis aangeboden.
Verklaar de functie van beeldmerken en gratis producten met conditionering.

63 In afbeelding 56 zie je het experiment van Skinner.
- **a** Welk verband tussen de handelingsfrequentie en het geven van voer werd gevonden als resultaat?
- **b** In een experiment wordt een hongerige rat in een Skinner-box geplaatst. De rat heeft nooit eerder in een Skinner-box gezeten.
 In welk diagram van afbeelding 58 is deze frequentie juist weergegeven?
 Tijdstip 0 is het moment waarop de rat in de Skinner-box is geplaatst.
- **c** Geef aan waarom het voor het leerproces van de rat in het experiment van belang is dat de rat hongerig is.
- **d** Welke conclusie kun je trekken?
- **e** Uit afbeelding 58 blijkt de frequentie van het hefboomdrukken na enige tijd af te nemen.
 Verklaar deze afname.

▼ **Afb. 58** Diagrammen van de handelingsfrequentie.

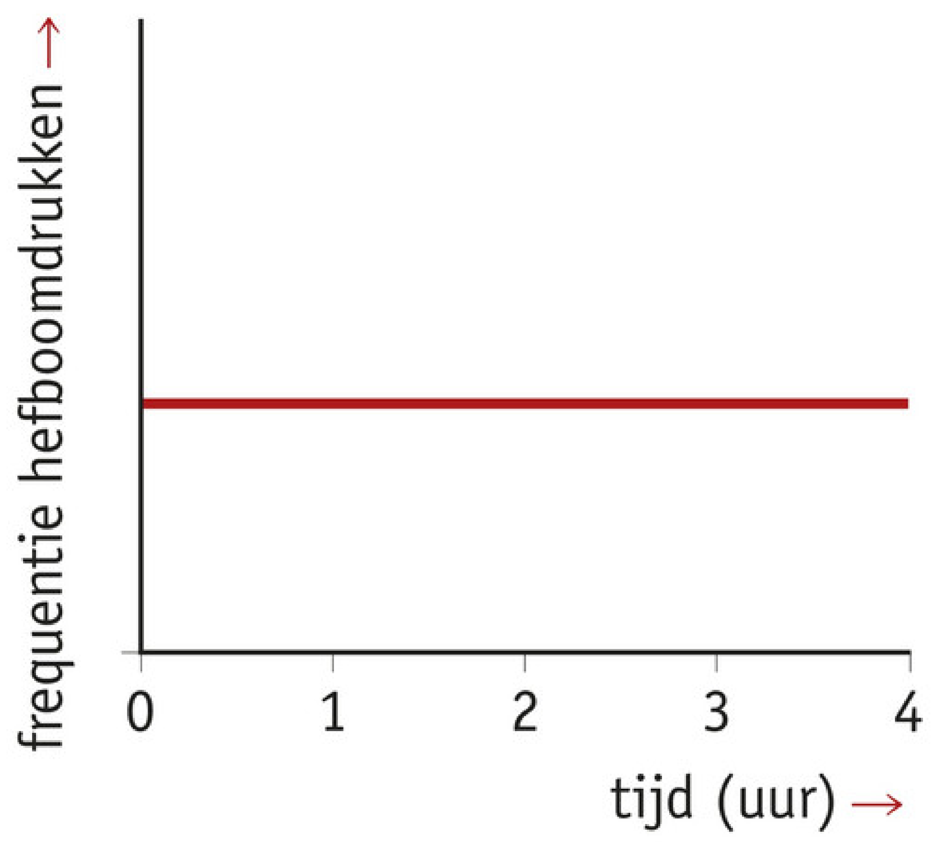


diagram 1

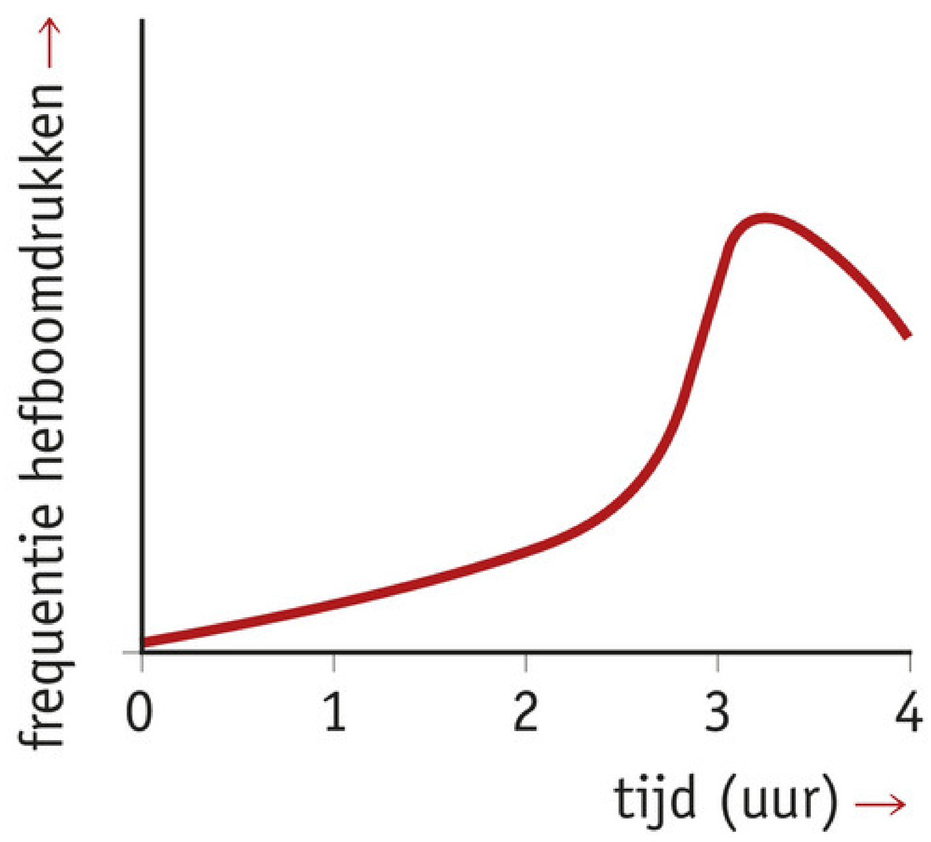


diagram 2

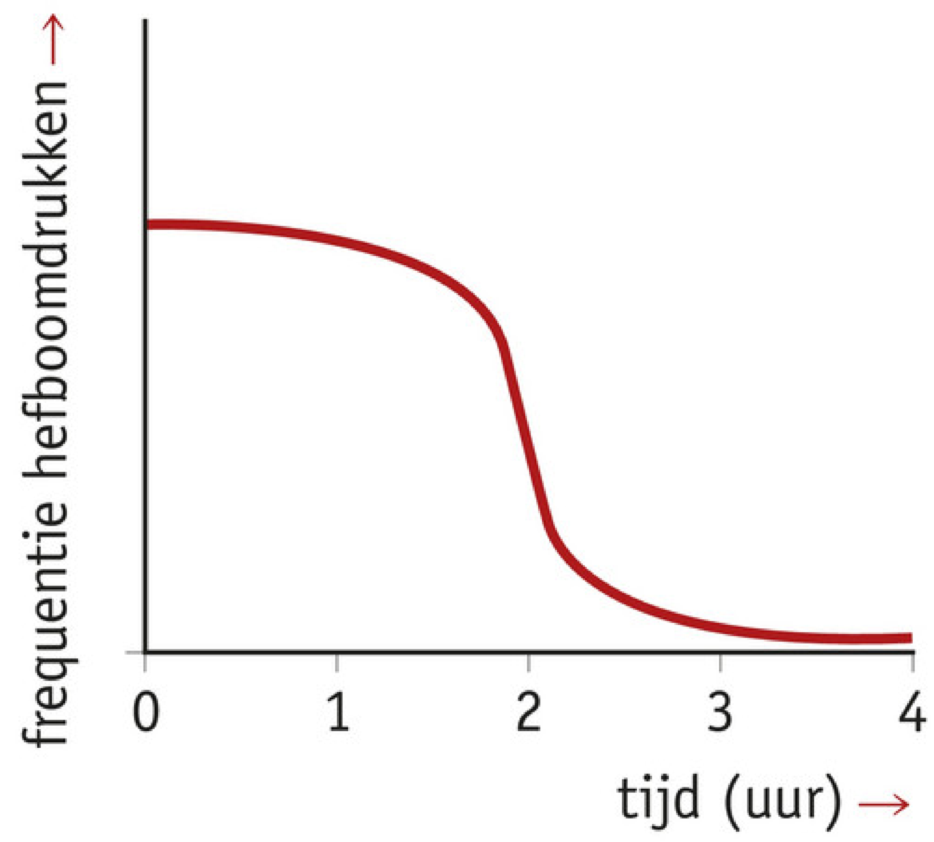


diagram 3

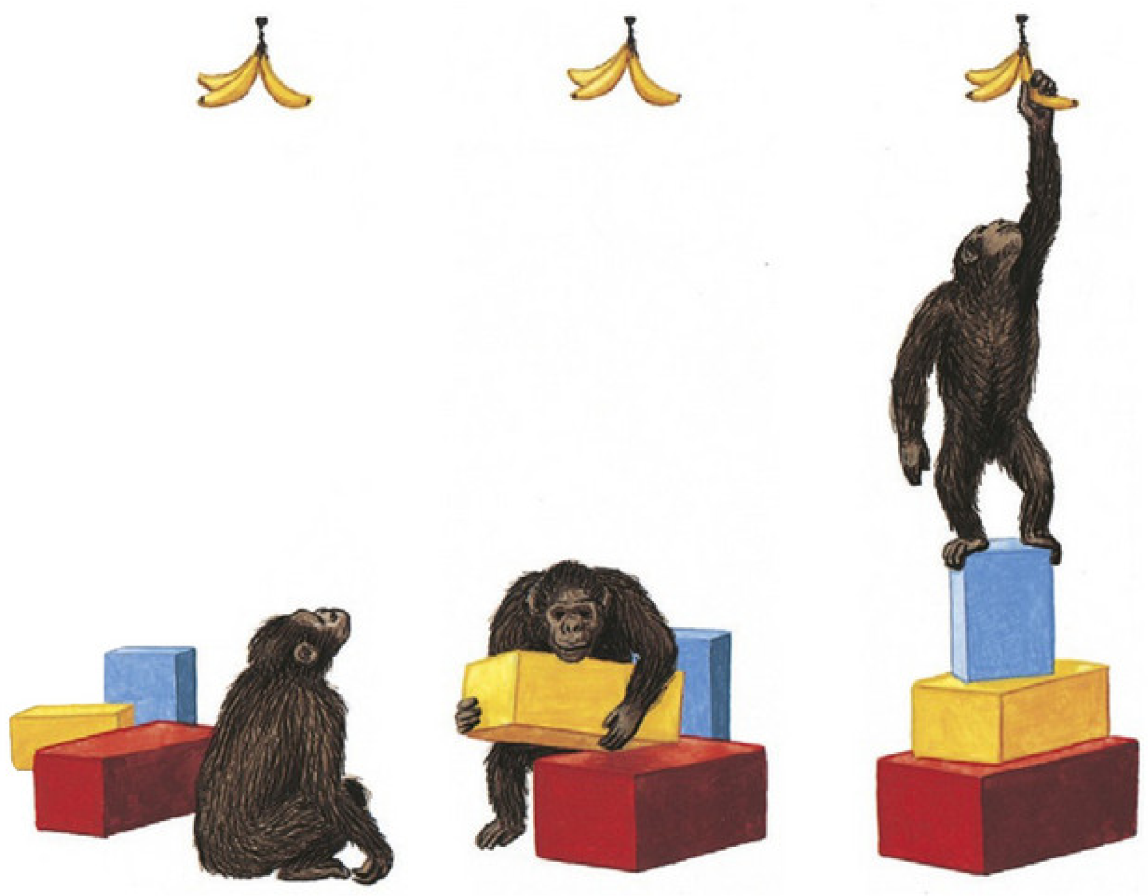
IMITATIE

Wanneer dieren leren door het gedrag van soortgenoten na te doen, spreek je van **imitatie** (nabootsing). Jonge vogels leren de zang door de geluiden van de ouders na te bootsen. Soms wordt nieuw ontwikkeld gedrag geïmiteerd als dat voordeel oplevert. Een groep apen (makaken) kreeg met grond vervuilde zoete aardappelen en graankorrels aangeboden. Een makakenvrouwtje raapte de graankorrels niet langer stuk voor stuk tussen de zandkorrels op, maar harkte de korrels met haar handen bij elkaar en smeet ze met zand en al in het water. Het zand zonk en de korrels bleven drijven, zodat de korrels zonder moeite konden worden opgeschept. Dit gedrag werd door andere groepsleden geïmiteerd.

▼ **Afb. 59** Leren door imitatie.



▼ **Afb. 60** Leren door inzicht bij mensapen.



INZICHT

Je spreekt van **inzicht** wanneer een dier of mens in een nieuwe situatie de oplossing van een probleem vindt door ervaringen uit het verleden op een andere wijze te combineren. Leren door inzicht komt vooral bij primaten voor (zie afbeelding 60). Het wordt door mensen systematisch toegepast in onderzoeks- en ontwerpprocessen.

opdrachten

64 De groep apen (makaken) werd bijgevoerd met onder andere aardappelen. Een van de jonge vrouwtjes ging de aardappelen wassen voordat ze deze at (zie afbeelding 59). Dit gedrag werd al snel overgenomen door de jonge dieren. Bij de makaken aarzelden de oudere mannetjes om het gedrag van het jonge vrouwtje te imiteren, doordat het vrouwtje lager in rang staat. Uiteindelijk imiteerden ze het gedrag toch.
Wat kan de reden zijn dat ze het gedrag uiteindelijk toch imiteerden?

65 Welk leerproces ligt ten grondslag ligt aan de volgende verschijnselen?
1. Jonge chimpansees die nog nooit aan proeven mee hadden gedaan, werden in een ruimte gebracht met een tros bananen aan het plafond. In de ruimte bevonden zich enkele kisten. De chimpansees konden niet rechtstreeks bij de bananen, maar sommige chimpansees bouwden al vrij snel een stapel van de kisten, waardoor ze de bananen te pakken kregen (zie afbeelding 60).
2. Een jonge vogel landt tegen de wind in. Vogels die met de wind mee landen, vallen voorover.
3. Eieren van een zebravink werden uitgebroed door pleegouders van een andere soort. De uitgekomen jongen werden enkele weken lang door de pleegouders verzorgd. Daarna werden de jongen van de pleegouders gescheiden. Het volgende jaar richtten de mannelijke jongen hun voortplantingsgedrag op vrouwtjes van de pleegoudersoort.
4. Dolfijnen leerden in een dolfinarium over een hindernis te springen.
5. In een kersenboomgaard werden de spreeuwen verjaagd door om de vijf minuten een harde knal te laten horen. Na enkele dagen vlogen de spreeuwen niet meer weg wanneer ze de knal hoorden.

66 Bij goudvinken zingen alleen de mannetjes (zie afbeelding 61). De jongen worden door beide ouders verzorgd tot ze uitvliegen. Een etholoog heeft twee goudvinkmannetjes. Het normale mannetje (G) zingt op een manier zoals de meeste goudvinken. Het andere mannetje (K) zingt op een manier die doet denken aan de zang van een kanarie. De etholoog laat beide mannetjes paren met normale goudvinkvrouwtjes. De jongen worden op normale wijze door de ouders grootgebracht.
De mannelijke nakomelingen van goudvink G blijken de normale goudvinkenzang te ontwikkelen, terwijl de mannelijke nakomelingen van goudvink K op een kanarieachtige manier zingen. De onderzoeker veronderstelt dat de aard van de zang bij jonge goudvinken door inprenting wordt geleerd en niet een gevolg is van erfelijke factoren.
- **a** Welke stap in het onderzoek wordt weergegeven met de veronderstelling?
- **b** Beschrijf een experiment waarmee je na nieuwe paringen van de goudvinken G en K met normale vrouwtjes kunt controleren of de hypothese wel of niet juist is.
- **c** Geef de verwachting van het experiment wanneer er sprake is van inprenting. Formuleer dit in de zin 'Als … dan …'.

▼ **Afb. 61** Goudvink.



CONTEXT Wetenschap

Slimme kraai

▼ **Afb. 62** Wipsnavelkraai.



Betty de kraai liet wetenschappers versteld staan. Voor de verbaasde ogen van de onderzoekers verboog Betty een ijzerdraadje, om daar vervolgens voedsel mee uit een cilinder te vissen. De kraai herhaalde het kunstje maar liefst negen keer. Wipsnavelkraaien staan bekend om hun intelligentie en maken als enige niet-primaten gebruiksvoorwerpen, zoals porstokjes en haken.
Wetenschappers baseerden een andere proefopstelling op het fabeltje van 'de kraai en de kruik'. De proefopstelling bestond uit diepe buizen met water waarin een beloning dreef. Om de beloning te pakken te krijgen, moesten de kraaien stenen in de buizen gooien. De kraaien deden vaker steentjes in een buis met water dan in een buis met zand, gebruikten vaker zinkende in plaats van drijvende steentjes, gebruikten vaker massieve dan holle voorwerpen en deden dit vaker in een buis met een hogere waterstand. Allemaal de beste oplossingen om de beloning te veroveren.

opdracht

67 Het leervermogen van Betty de kraai wordt vergeleken met dat van primaten.

a Om welke vorm van leren gaat het hier waarschijnlijk?

b Bij de tweede proefopstelling met de buizen konden de kraaien een beloning verdienen.
Is hier sprake van trial and error, van conditionering of van inzicht? Leg je antwoord uit.

c Leren door inzicht verloopt in drie fasen:

A herkennen van een probleem in een nieuwe situatie;
B (re)combineren van kennis uit eerdere ervaringen;
C toepassen nieuwe oplossing.

In de volgende zinnen staan de stappen van het leerproces van Betty de kraai in willekeurige volgorde.

1 Een ijzerdraadje past in een lange smalle ruimte.
2 Met een haakje kun je voedsel uit een maatcilinder vissen.
3 Een ijzerdraadje kun je verbuigen tot een haakje.
4 Het voedsel is onbereikbaar.
5 Voedsel blijft achter een haakje hangen.

Bij welke fase hoort elk van de vijf stappen?

Leerdoelen

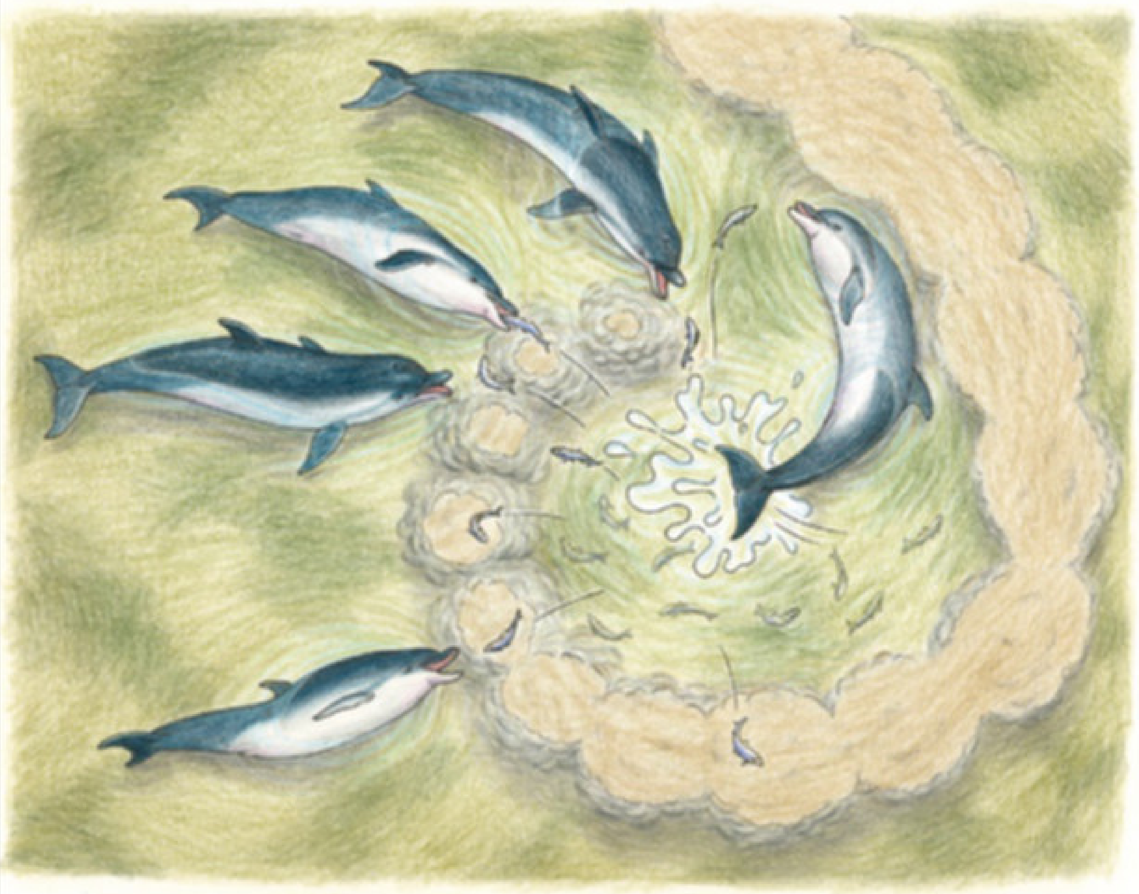
– Je kunt de functie van verschillende vormen van sociaal gedrag uitleggen en het verband aangeven met overlevingskansen.

6 Sociaal gedrag

Bij kippen is er altijd één hen die alle andere hennen domineert door naar ze te pikken en ze op die manier te verdringen bij het verkrijgen van voedsel. De hen boven aan de pikorde heeft het hoogste testosterongehalte in haar bloed. De hen onder aan de pikorde is de dupe en wordt door alle andere hennen gepikt.

SIGNALEN

▼ **Afb. 63** Een tuimelaar sluit een school vissen in.



Bij veel dieren en mensen wordt het gedrag sterk beïnvloed door soortgenoten. Het gedrag van soortgenoten ten opzichte van elkaar noem je **sociaal gedrag**. Bij sociaal gedrag is een handeling van een individu de prikkel voor een handeling van een soortgenoot. Je noemt de prikkels (handelingen) bij sociaal gedrag **signalen**. Bij de balts van de stekelbaars bijvoorbeeld is de zigzagdans van het mannetje voor het vrouwtje een signaal waardoor het vrouwtje de baltshouding aanneemt. Signalen dienen voor informatieoverdracht tussen soortgenoten (**communiceren**). Signalen kunnen worden gegeven door middel van kleuren, geuren, geluiden, houdingen, gebaren en taal. Sociaal gedrag kan dienen voor de vaststelling van een rangorde en de taakverdeling binnen groepen, voortplantingsgedrag, verzorgingsgedrag en territoriumgedrag.

Samenleven in een groep kan de kans vergroten om te overleven. Tuimelaars (een dolfijnensoort) werken bijvoorbeeld samen bij het vangen van vis (zie afbeelding 63). Nakomelingen worden beschermd en verzorgd door de groep en kunnen leren van hun groepsgenoten.

Binnen groepen kunnen ook conflicten ontstaan. De verdeling van macht, ruimte, voedsel en seksuele partners zijn twistpunten. Het vormen van territoria, een duidelijke onderlinge rangorde of een strakke taakverdeling zijn manieren om ernstige conflicten tussen soortgenoten te voorkomen.

opdracht

68 a Twee merelmannetjes vechten om een territorium.
Is dit sociaal gedrag? Leg je antwoord uit.
b Iemand geeft zijn hond commando's.
Is dit sociaal gedrag? Leg je antwoord uit.
c Geef een voorbeeld van een prikkel met signaalfunctie bij mensen.

VOORTPLANTINGSGEDRAG

▼ **Afb. 64** Poetsgedrag bij een wilde eend.



Bij veel diersoorten gaat aan de paring baltsgedrag vooraf dat bestaat uit een aantal karakteristieke signalen die een gedragsketen vormen. Baltsgedrag is opvallend en lokt daardoor mogelijke partners aan. Baltsgedrag vergroot de bereidheid tot paring (voortplantingsdrang). Paring is noodzakelijk bij diergroepen met inwendige bevruchting zoals vogels en zoogdieren. De balts vermindert agressie tussen partners en kan de paarband versterken. De signalen bij de balts zijn soortspecifiek, zodat alleen paring met soortgenoten plaatsvindt.

Baltsgedrag bestaat meestal uit een combinatie van handelingen uit andere gedragssystemen, zoals voortplantingsgedrag, aanvals- en vluchtgedrag, voedingsgedrag en verzorgingsgedrag. Een voorbeeld hiervan is het 'poetsen' van de veren door eenden tijdens de balts (zie afbeelding 64).

De handelingen bij de balts worden vaak overdreven, omgevormd en/of versneld uitgevoerd, zodat ze een signaalfunctie krijgen. Je spreekt dan van **geritualiseerd gedrag**. Bij zoogdieren noem je de bereidheid tot paring **bronst** in plaats van balts.

SOLITAIR, SAMEN OF IN GROEPEN

Bij veel diersoorten leven de individuen onafhankelijk van elkaar (solitair) en vindt alleen tijdens de balts en de paring paarvorming plaats. Vaak verzorgt alleen het vrouwtje of alleen het mannetje de eieren en de jongen (broedzorg). Bij sommige diersoorten worden paren gevormd voor een of meer seizoenen, soms zelfs voor het leven (monogaam). Dit komt voor bij sommige soorten vissen, bij veel soorten vogels en bij enkele zoogdieren (zie afbeelding 65). Bij veel vogelsoorten werken het mannetje en het vrouwtje van een paar samen bij de nestbouw, het broeden, de verzorging en bescherming van de eieren en de jongen, het voedsel zoeken, enzovoort. Leven in groepen komt voor bij insecten, vissen, vogels en zoogdieren.

▶ **Afb. 65** Sommige diersoorten vormen paren voor het leven.

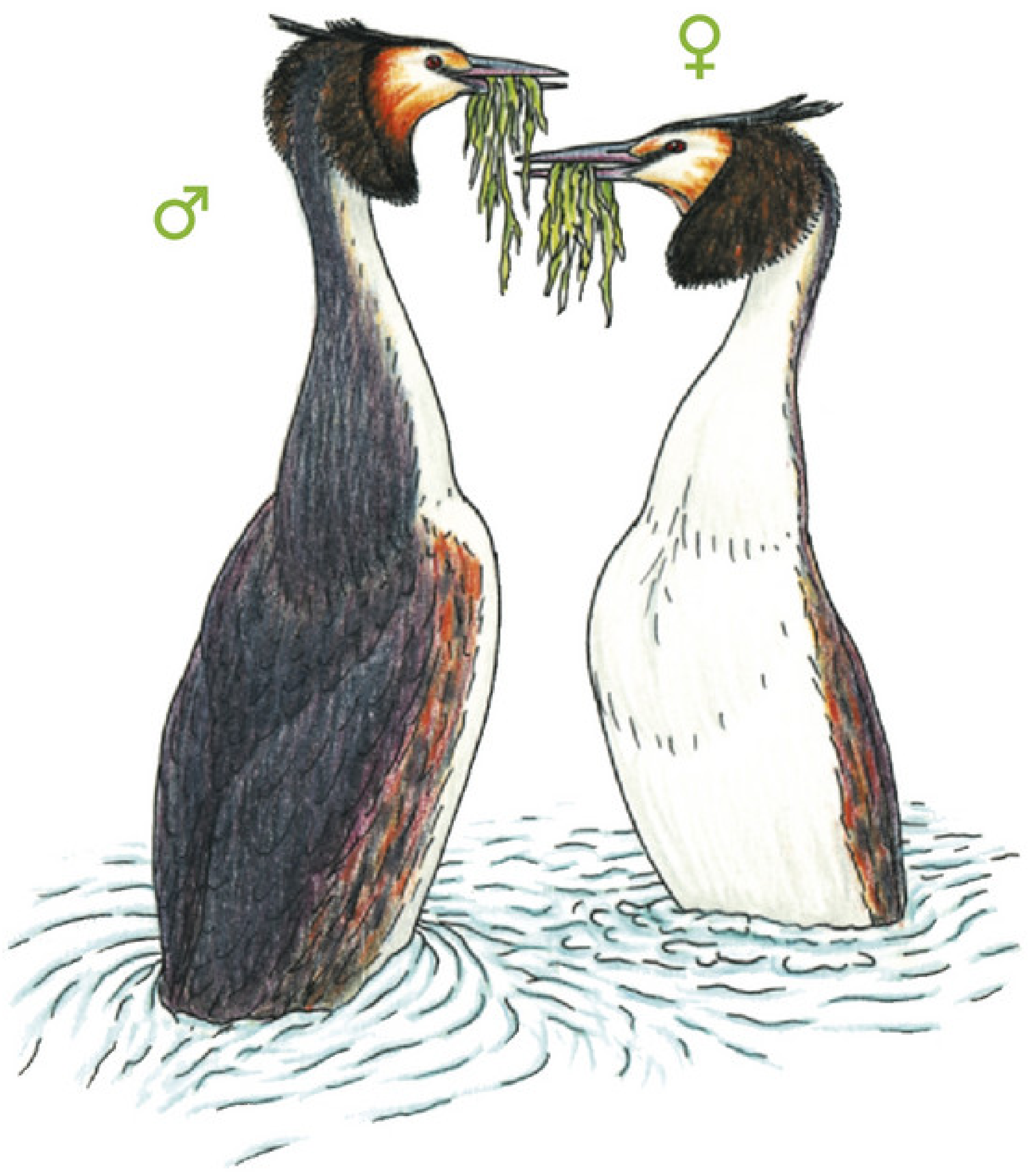


1 zwanen



2 gibbons

▼ **Afb. 66** Baltsgedrag bij futen (pinguïndans).



opdrachten

69 a Een merelvrouwtje reageert niet op de balts van een mannetjeslijster. Leg uit waarom niet.

b In afbeelding 66 is het baltsgedrag van futen weergegeven. Welke functie heeft de balts voor dit paar futen?

c Flirten bij mensen heeft een soortgelijke functie en vorm als bronst bij dieren. Leg dit uit.

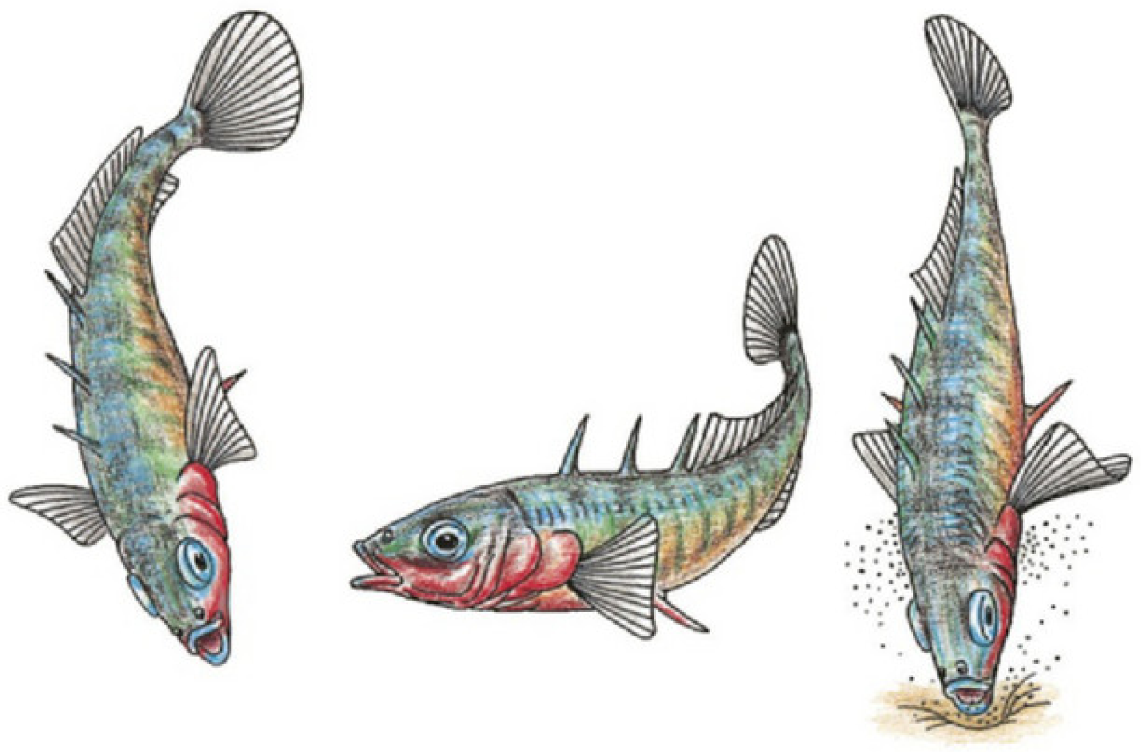
70 Bij vissen komt broedzorg door alleen het mannetje relatief vaak voor. Bij vogels en zoogdieren zorgt meestal het vrouwtje hiervoor. Dit hangt samen met het type bevruchting en de verdere embryonale ontwikkeling. Leg dit uit.

71 Groepen tuimelaars hebben een manier gevonden om hun prooi, snel zwemmende vissen, te vangen. Al slaande op de zeebodem zwemt een van de tuimelaars in een cirkel rondom een school vissen en creëert zo een kring van modder. Op het moment dat deze dolfijn de kring sluit, slaat het dier hard met zijn staart in de kring met vissen. In paniek springen de vissen door de lucht omhoog uit de kring. De rest van de groep tuimelaars wacht rondom de modderkring de vissen met open bek op.

a Waarover is communicatie nodig tussen de groepsleden voor dit groepsgedrag?

b Dit groepsgedrag is zowel effectief voor het individu als adequaat voor de populatie. Leg dit uit.

▼ **Afb. 67** Conflictgedrag bij de stekelbaars.



TERRITORIUMGEDRAG EN CONFLICTGEDRAG

Bij veel diersoorten probeert elk mannetje een territorium af te bakenen. Door een territorium te vormen wordt een zekere hoeveelheid voedsel of ruimte veiliggesteld om nakomelingen groot te kunnen brengen. Een territorium vermindert daarnaast conflicten tussen soortgenoten. Door middel van **territoriumgedrag** verdedigt het mannetje dit gebied tegen binnendringende soortgenoten. Een soortgenoot die het territorium is binnengedrongen, wordt doorgaans aangevallen. Het verdedigende mannetje kan ook reageren door te vluchten. Veel dieren vertonen op de grens van hun territorium **dreiggedrag** als een indringer nadert.
De stand van het lichaam van de stekelbaars bij de dreighouding (met de kop omlaag) is een handeling uit een ander gedragssysteem, namelijk het zandhappen bij de nestbouw (zie afbeelding 67). Je noemt dit type gedrag **overspronggedrag**. Het zandhappen heeft niets met het verdedigen van het territorium te maken. Binnendringende stekelbaarsmannetjes blijken het zandhappen als zeer dreigend te ervaren en vluchten dan ook bijna altijd. Als de indringer niet vlucht voor deze dreighouding, gaat het dreigende mannetje ook werkelijk zandhappen.
Overspronggedrag lijkt zinloos gedrag, maar het heeft vaak een signaalfunctie. Het wordt veroorzaakt door een inwendig conflict tussen gedragssystemen, in het geval van het stekelbaarsje aanvalsgedrag en vluchtgedrag. Dit (inwendig) **conflictgedrag** ontstaat als voor meerdere gedragssystemen een even sterke motivatie bestaat.

▼ **Afb. 68** Dreiggedrag.

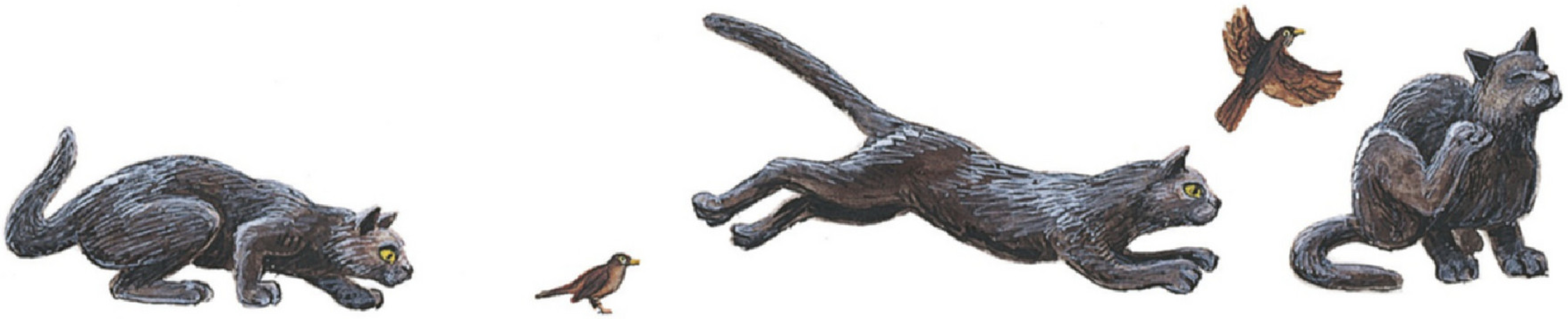


opdrachten

72 Dreiggedrag bij een kraaghagedis (zie afbeelding 68) vindt over het algemeen alleen plaats aan de grens van een territorium.
Waardoor zal het niet midden in een territorium plaatsvinden?

73 Een kat die een prooi heeft gemist, krabt zich achter de oren (zie afbeelding 69).
- **a** Hoe heet dit gedrag?
- **b** In een film komt een scène voor waarin de leiders van twee jeugdbendes elkaar uitdagen tot een gevecht. Zover komt het echter niet; het blijft bij dreigen. Vervolgens gaat de één uitvoerig zijn haren kammen en gaat de ander met zijn stiletto zijn nagels schoonmaken.
Hoe heet dit gedrag?

▼ **Afb. 69** Hoe noem je dit gedrag?



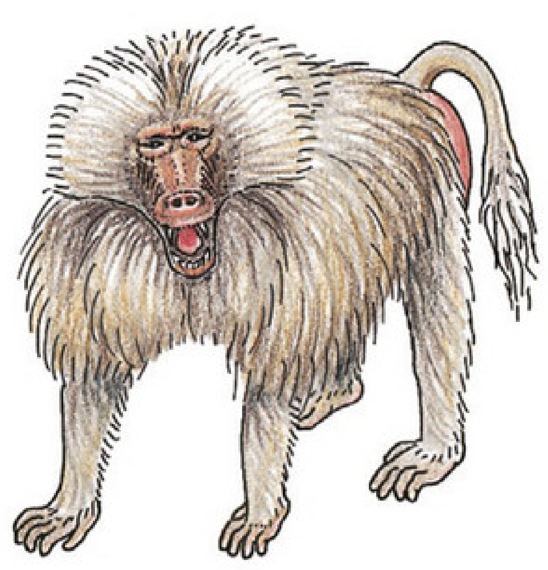
RANGORDE

Bij dieren die in groepen leven, zoals wolven en bavianen, bestaat in de groep een duidelijke rangorde. Een **rangorde** is een volgorde binnen een populatie van dominant naar minst dominant. Bij kippen noem je de rangorde **pikorde**. Het is een manier om conflicten te voorkomen. Bavianen leven in groepen van enkele tientallen dieren. Bij een groep bavianen is de rangorde te zien als ze zich verplaatsen (zie afbeelding 70). Er zijn drie of vier dominante mannetjes. De dominante mannetjes hebben de hoogste concentratie testosteron in het bloed. Zij paren doorgaans het vaakst en hebben daardoor de grootste kans op nakomelingen. Bij gevaar beschermen de dominante mannetjes de zwangere vrouwtjes en de vrouwtjes met jongen. De dominante mannetjes (zwart) lopen rondom zwangere vrouwtjes en vrouwtjes met jongen (groen). Daaromheen lopen groepjes jonge dieren van verschillende leeftijden (geel). De buitenkant wordt gevormd door ondergeschikte mannetjes (oranje).

▶ **Afb. 70** Rangorde bij een groep bavianen.



▼ **Afb. 71** Gedrag van bavianen.



1 imponeergedrag



2 verzoeningsgedrag

Ondergeschikte dieren proberen vaak een hogere plaats in de rangorde te krijgen door gevechten uit te lokken. Het komt echter zelden tot gevechten op leven en dood. Vaak is dreiggedrag voldoende om een conflict te beëindigen. Bij het dreigen kunnen de dieren **imponeergedrag** vertonen: ze maken zich zo groot en indrukwekkend mogelijk (zie afbeelding 71.1). Tegenover het dreiggedrag van een dominant mannetje vertoont het ondergeschikte dier vaak **verzoeningsgedrag** (zie afbeelding 71.2). Het verzoeningsgedrag is een signaal dat de agressie van het dominante dier doet afnemen.

STATENVORMENDE INSECTEN

Sommige soorten insecten leven in **staten**. Dit zijn grote populaties met een sterke taakverdeling. Statenvormende insecten zijn bijvoorbeeld bijen, mieren en termieten. Een bijenstaat kan wel uit zestigduizend bijen bestaan. In elke bijenstaat komt een koningin voor (zie afbeelding 72). De koningin legt bevruchte en onbevruchte eieren. Uit bevruchte eieren ontwikkelen zich werkbijen. Uit de onbevruchte eieren ontstaan darren.

▶ **Afb. 72** Taakverdeling bij honingbijen.



1 Koningin. Taak: legt de eieren.



2 Werkbij. Taak: verzamelt voedsel en verzorgt larven.



3 Dar. Taak: bevrucht de koningin.

De meeste bijen in een bijenstaat zijn werkbijen. Dat zijn vrouwtjes bij wie de voortplantingsorganen niet tot ontwikkeling zijn gekomen. Werkbijen verzamelen voedsel, bouwen honingraten en verzorgen de larven (broedzorg). De populatie als geheel zorgt voor bescherming, voedselvoorziening en voortplanting binnen de staat. In de zomermaanden bevat een bijenstaat enkele honderden darren. Enkele van deze darren bevruchten de koningin. Wanneer dat is gebeurd, verjagen de werkbijen de darren uit de bijenstaat.

opdrachten

74 Waardoor ontstaan binnen een populatie wolven vaak geen ernstige gevechten?

75 Bij een baviaan die imponeergedrag vertoont, gaan de haren overeind staan (zie afbeelding 71).
Wat is hiervan de functie?

76 a De pikorde speelt een rol bij de voortplanting: dominante hennen paren vaker dan minder dominante hennen. Een hen die werd geïnjecteerd met testosteron kreeg een hogere plaats in de pikorde. Leg dit uit.

b In een scharrelschuur met kippen komen regelmatig gevechten voor tussen hennen.
Waardoor ontstaat hier geen (duidelijke) rangorde?

c In een ren met tien kippen werd gedurende een bepaalde tijd genoteerd hoe vaak welke hen door een andere hen werd gepikt. In afbeelding 73 zie je het onderzoeksresultaat. De hennen zijn met hoofdletters aangeduid.
Welke hen is het meest dominant en welke hen staat onder aan de pikorde? Leg je antwoord uit.

▶ **Afb. 73** Pikfrequenties bij kippen.

pikkende hennen (kolommen); gepikte hennen (rijen)

	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J
A										
B	22									
C	8	29								
D	18	11	6							
E	11	21	11	12						
F	30	7	6	21	8					
G	10	12	3	8	15	30				
H	12	17	27	6	3	19	8			
I	17	26	12	11	10	17	3	13		
J	6	16	7	26	8	6	12	26	6	

CONTEXT Wetenschap

Testosteron maakt hyenavrouwtjes adequaat

▼ **Afb. 74** Een clan gevlekte hyena's.



Dominante hyenavrouwtjes hebben vooral in de draagtijd hoge testosteronconcentraties in hun bloed waardoor hun jongen sterk en agressief worden. Sommige hyenajongen zijn zo heetgebakerd dat ze hun nestgenoten doodbijten. De gevlekte hyena (*Crocuta crocuta*) is een roofdier en komt voor in grote delen van Afrika. Hyena's leven in groepen of clans waar de vrouwtjes hun hele leven trouw aan zullen blijven. Bij hyena's maakt het alfavrouwtje de dienst uit. De vrouwtjes zijn groter en agressiever dan de mannetjes. Het agressieve gedrag van de jongen speelt een belangrijke rol bij het ontstaan van de rangorde in de clan. Mannetjes zijn onderdanig aan de vrouwtjes. Ze gaan de vrouwtjes meestal uit de weg, behalve in de paartijd.
Agressieve hyena's produceren meer succesvolle nakomelingen doordat ze beter zijn in het vangen van prooidieren en het wegjagen van voedselconcurrenten. Een nadeel van de hoge testosteronconcentratie bij vrouwtjes is dat de geslachtsorganen vermannelijken.
Moeders met een hoge testosteronconcentratie tijdens de zwangerschap hebben jongen die in het nest vaak oefenen in het beklimmen van hun broertjes en zusjes. Hierdoor hebben zonen van het alfavrouwtje een voordeel bij het paren.

opdracht

77 Testosteron is het mannelijke geslachtshormoon en speelt in verschillende levensfasen een belangrijke rol in gedrag en ontwikkeling.

- **a** Geef twee voorbeelden uit de tekst waaruit blijkt hoe gedrag en/of lichamelijke kenmerken van hyenajongen door de testosteronconcentratie van hun moeder wordt beïnvloed.
- **b** Waardoor leidt een hoge testosteronconcentratie tot adequaat gedrag bij de gevlekte hyena?
- **c** Zonen van alfavrouwtjes zouden door hun gedrag in het nest later voordeel hebben bij het paren.
 Welke leerstrategie heeft hierbij een rol gespeeld?
- **d** Welk voordeel hebben de hyenavrouwtjes van het samenleven in een clan?

Leerdoelen
– Je kunt overeenkomsten en verschillen in het gedrag van dieren en mensen beschrijven.

7 Gedrag bij mensen

De mens is niet de enige die een goede grap op zijn tijd kan waarderen. Net als de mens kan een bonobo tien seconden lang uitademen en lachen. De mensapen lachen zich slap wanneer ze met elkaar worstelen of elkaar kietelen.

Verschillen en overeenkomsten
Rond 98% van het DNA van mensen en mensapen komt overeen. Net als mensen communiceren mensapen met elkaar, zijn ze zich van zichzelf en anderen bewust en dragen kennis aan elkaar over.
Het gedrag bij dieren en mensen kent veel overeenkomsten wat betreft de reacties op prikkels. Het gedrag van mensen en dieren wordt beïnvloed door erfelijke en aangeleerde eigenschappen. Leerprocessen en bewuste keuzen spelen bij de mens een veel belangrijkere rol dan bij dieren.

Erfelijke eigenschappen
Tijdens de opvoeding in de eerste levensjaren geven ouders (verzorgers) en kind veel signalen aan elkaar. Deze signalen worden meestal onbewust gegeven. Geluidjes maken, oogcontact en lichamelijk contact (knuffelen) tussen ouders en kind zijn sterk op elkaar afgestemd. Door communicatie leert een kind zich sociaal te ontwikkelen.
Gedrag dat grotendeels wordt bepaald door erfelijke factoren zijn onder andere het zuiggedrag van baby's en de gelaatsuitdrukkingen bij emoties als vreugde, woede en angst. Dit laatste blijkt bijvoorbeeld uit het gedrag van kinderen die blind en doof zijn geboren. Deze kinderen vertonen dezelfde gelaatsuitdrukkingen als mensen die wel kunnen zien en horen.



▶ **Afb. 75** Verschillende gelaatsuitdrukkingen.

Afb. 76 De wenkbrauwgroet in verschillende culturen.



1 bij een Balinese



2 bij een Papoea



3 bij een Fransman

Ook blijken veel gelaatsuitdrukkingen (zie afbeelding 75) die tijdens sociale contacten tussen mensen worden vertoond, in vrijwel alle culturen voor te komen. Zo komt bijvoorbeeld de wenkbrauwgroet (zie afbeelding 76) in alle culturen voor. Bij deze begroeting worden de wenkbrauwen kort opgetrokken, meestal gevolgd door een glimlach.

opdracht

78 a Is de wenkbrauwgroet gedrag dat grotendeels wordt bepaald door erfelijke factoren of door leerprocessen? Leg je antwoord uit.

b Gelaatsuitdrukkingen zijn af te leren, te simuleren of te maskeren. Leid hieruit een hypothese af over hoe erfelijke informatie over gedrag tot uiting komt in de structuur van de hersenen.

LEERVERMOGEN

Leervermogen is het vermogen van een dier of mens tot gedragsverandering. Vergeleken met dieren hebben mensen een groot leervermogen. De hersenen spelen hierbij een belangrijke rol. Opvoeding en onderwijs kunnen de motivatie voor het toepassen van verworven kennis tot effectiever en adequaat gedrag stimuleren. De meeste mensen weten bijvoorbeeld hoe ze veiliger of gezonder kunnen leven maar passen die kennis niet altijd toe. Door het grotere leervermogen kunnen mensen hun gedrag in veel sterkere mate aanpassen aan hun omgeving en hun omgeving aan hun wensen en behoeften, dan dieren.
De hersenen stellen mensen in staat om een denkbeeldige voorstelling van de omgeving te maken en dat beeld aan te passen. Je kunt je bewust zijn van (het verschil tussen) de situatie, gedachten en emoties van anderen en jezelf, en je kunt je hiervan een beeld vormen (**empathie** of inlevingsvermogen). Dit speelt een rol bij medeleven en competitie. Een ondergeschikte aap verstopt de banaan voor de dominante aap, omdat hij doorheeft dat hij zijn banaan zal gaan afpakken. Empathie is aangetoond bij mensapen, olifanten en prairiewoelmuizen. Mensen steunen en troosten elkaar uit medeleven, zelfs zonder dat er een nauwe genetische verwantschap bestaat.

COMMUNICATIE

Mensapen communiceren met elkaar door gebaren en door keelgeluiden. Biologen hebben geprobeerd om chimpansees en bonobo's te leren praten, maar dat is niet gelukt. De bouw van de mondkeelholten van apen zijn niet geschikt om te kunnen leren praten.
De symbooltaal van mensen heeft veel meer uitdrukkingsmogelijkheden dan de signaaltaal van dieren. Dat mensen veel van elkaar leren, wordt onder andere mogelijk gemaakt door taal. Bovendien kan de mens gebruikmaken van geschreven taal om informatie vast te leggen. De hersenen besturen de spraak en de handen. Zonder de fijne motoriek van stem en handen zijn taal en cultuur onmogelijk. Mensen kunnen afbeeldingen en taal gebruiken om denkbeelden over zichzelf, de natuur en de samenleving uit te beelden en met elkaar uit te wisselen.

MOREEL BEWUSTZIJN

Mensen kunnen nadenken over hun gedrag en hun gedrag beoordelen (**moreel bewustzijn**). Door de overeenkomsten en verschillen met dierlijk gedrag in te zien, kunnen we typisch menselijke eigenschappen herkennen. Mensen kunnen betere keuzen maken als ze zich bewust zijn van de interacties tussen henzelf en hun omgeving. Hieruit ontstaan gedragsregels, normen en waarden en een basis voor maatschappelijke organisatie en cultuur. Cultuur heeft te maken met de manier waarop mensen met de natuur, met elkaar en met zichzelf omgaan.

Normen zijn gedragsregels waarvan veel mensen vinden dat je je eraan moet houden. Een voorbeeld hiervan is: je mag niet skimmen. Normen zijn gebaseerd op waarden. Waarden zijn uitgangspunten die mensen gebruiken bij de inrichting van hun leven. Eerlijkheid is een waarde, en ook respect, klaarstaan voor anderen, rechtvaardigheid en individuele vrijheid zijn waarden. Normen en waarden kunnen via opvoeding en onderwijs aan nieuwe generaties worden overgedragen. Normen en waarden zijn sterk bepaald door de cultuur waarvan iemand deel uitmaakt. Ook chimpansees hebben een gevoel voor rechtvaardigheid, zelfs als niet zijzelf maar anderen worden benadeeld, zullen ze daar iets van 'zeggen'.

opdrachten

79 Hoe beïnvloedt de hersengrootte de overlevingskans van een dier?

80 a In de Nederlandse cultuur is het normaal dat jongens en meisjes gemengd zwemmen.
Is dit een waarde of een norm? Licht je antwoord toe.

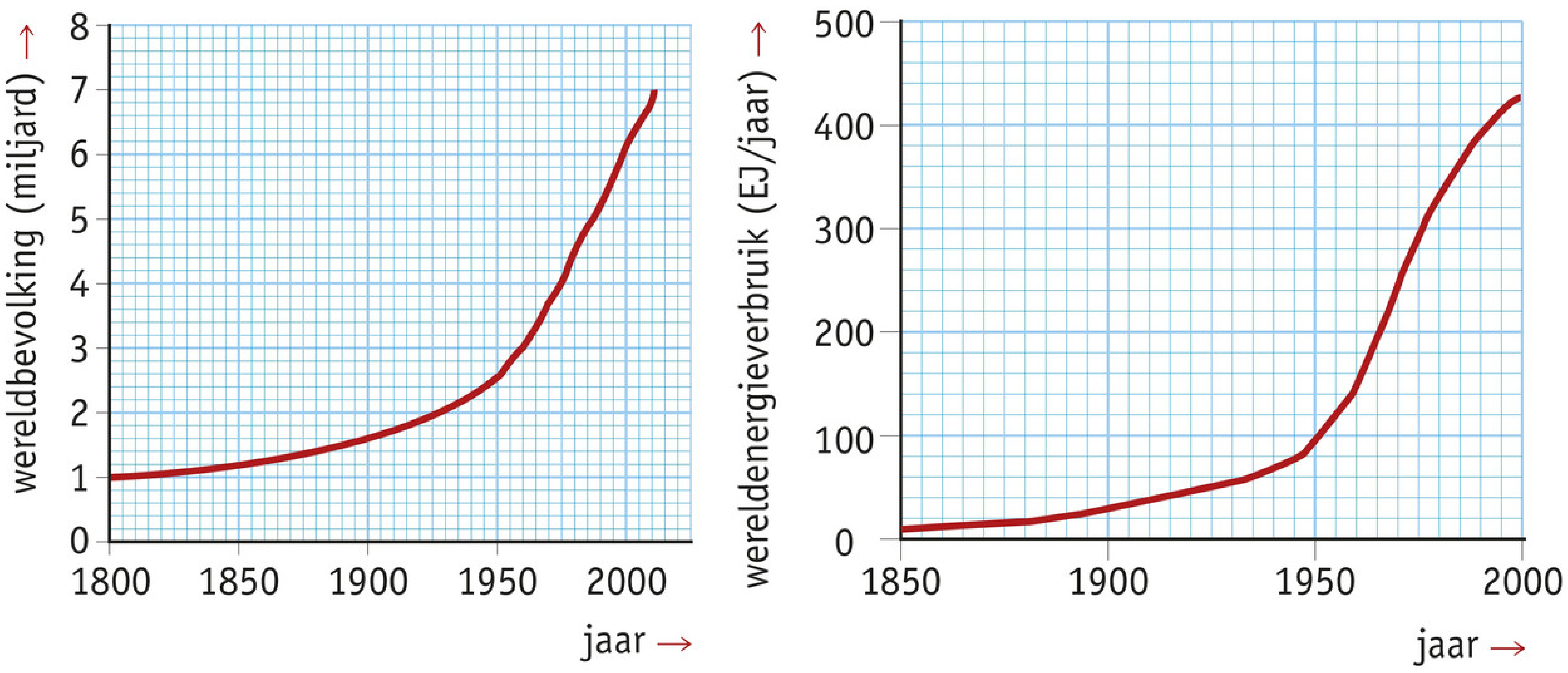
b Geef een voorbeeld van een gedragsregel die de zwakkeren in het verkeer respecteert.

81 De biologische en culturele ontwikkeling van de mens heeft geleid tot een immens voortplantingssucces. Ondanks enkele grote oorlogen groeide de wereldbevolking van ongeveer een miljard rond het jaar 1800 tot zeven miljard mensen in 2011 (zie afbeelding 77.1). In dezelfde tijd steeg het gebruik van voornamelijk fossiele energie (zie afbeelding 77.2). De groei van zowel de populatie mensen als het energieverbruik veroorzaakt een klimaatverandering.

a Zijn het voortplantingssucces en het toegenomen energiegebruik ook adequaat gedrag?

b Welke rol kan menselijke gedragsverandering spelen om dit vraagstuk op te lossen?

Afb. 77



1 groei van de wereldbevolking tussen 1800 en 2011

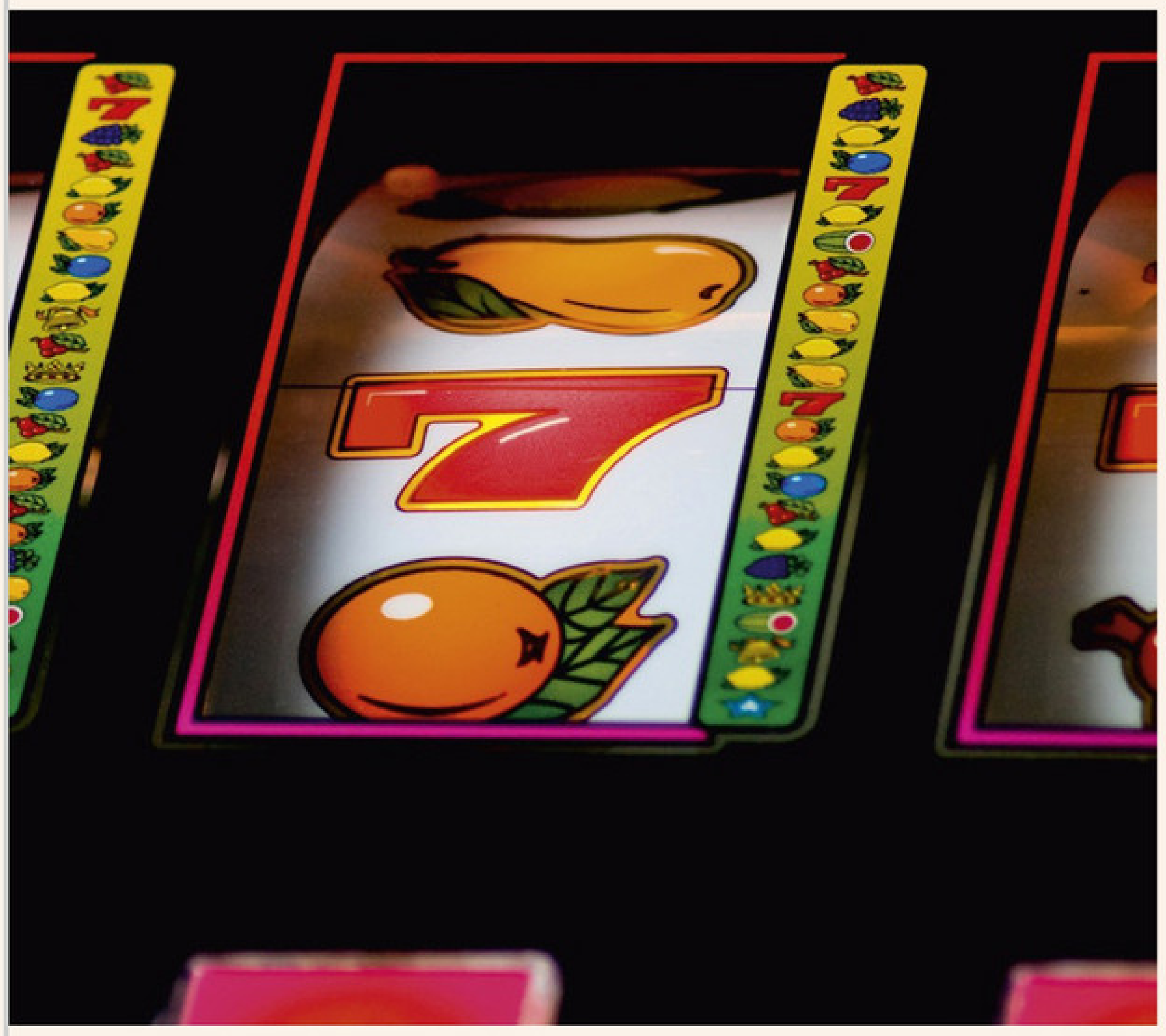
2 wereldenergieconsumptie (1 EJ = 1 exajoule = 10^{18} joule)

CONTEXT Beroep

Ons brein is een geluksmachine

Ons brein is niet gemaakt voor beslissingen over auto's, hypotheken en repen chocolade. We denken dat ons koopgedrag gebaseerd is op rationele overwegingen, maar dat is niet zo.

▼ **Afb. 78** Geluksmachine.



Koopgedrag hangt af van het 'beloningsdeel' en de 'pijnknop' in ons brein. De balans tussen beide hersenstructuren is doorslaggevend voor je beslissing: 'hoe meer het beloningsdeel wordt geprikkeld, des te meer pijn je in je portemonnee wilt verdragen'. Neuromarketeers lezen met een fMRI-scanner de reactie van de hersenen op een reclameboodschap en daarmee kunnen ze het koopgedrag van mensen voorspellen. Zij meten hoe belonend iets is, of het vertrouwen oproept, lust, betrouwbaarheid of angst. 'Deze oerinstincten zijn nog steeds relevant, omdat ons brein evolutionair gezien nauwelijks verschilt van het brein dat de mens een miljoen jaar geleden had. Je kunt lijstjes met voors en tegens maken, maar de hersenen geven die informatie een emotionele waarde in plaats van een rationele. De emotie geeft uiteindelijk de doorslag. Gedachten vormen maar een klein onderdeel van wat we allemaal zijn: een vat vol associaties, emoties en herinneringen. Je hele genetische achtergrond. Dát is wie je werkelijk bent.'
Naar: Victor Lamme, in: *Consumentengids*, juli 2012.

opdracht

82 a Is het maken van een reclameboodschap voor radio of televisie een emotioneel of een rationeel proces? Beargumenteer je antwoord.
b Geef een voorbeeld van rationeel koopgedrag bij jezelf.
c Ben je het eens met het mensbeeld dat geschetst wordt in de zinnen: 'Je hele genetische achtergrond. Dát is wie je werkelijk bent.'? Beargumenteer je antwoord.

Je hebt nu de basisstof van dit thema doorgewerkt.

- Controleer met het uitwerkingenboek of je de basisstofopdrachten goed hebt uitgevoerd.
- Je kunt nu verdergaan met de digitale oefentoets. Je kunt de samenvatting en flitskaarten gebruiken om je hierop voor te bereiden.
- Na de digitale oefentoets kun je de paragraaf Samenhang, de examentrainer en de verrijkingsstof doen.

Leerdoelen

- Je kunt het voorkomen van empathie bij prairiewoelmuizen toelichten voor verschillende organisatieniveaus van de biologie.
- Je kunt de biologische vakvaardigheden evolutionair en vorm-functiedenken toepassen op het empathisch vermogen van de prairiewoelmuis.

Prairiewoelmuizen zoeken troost

Empathie is niet alleen een menselijke eigenschap. Ook prairiewoelmuizen troosten elkaar als het even tegenzit. Dat blijkt uit onderzoek bij prairiewoelmuizen door een team biologen, onder wie de Nederlandse mensapendeskundige Frans de Waal.

Tot nu toe was troostgedrag alleen nog aangetoond bij intelligente dieren zoals mensapen en olifanten. De vondst van De Waal en collega's bewijst dat ook dieren met een klein hersenvolume in staat zijn tot empathie. De onderzoekers lokten het troostgedrag uit door twee prairiewoelmuizen uit hetzelfde kooitje van elkaar te scheiden. Eén van de twee kreeg lichte stroomschokjes toegediend. Na de hereniging met het kooimaatje werd het gestreste knaagdier uitgebreid door zijn kooigenoot gevlooid en gelikt. Bij gescheiden kooigenoten waar géén stressvolle schokken werden toegediend, was de reünie een stuk minder uitbundig.

Liesbeth Sterck, hoogleraar bij de Universiteit van Utrecht en voorzitter van de Nederlandse Vereniging voor gedragsbiologie, vermoedt dat dit natuurlijke empathische vermogen een evolutionair voordeel biedt voor dieren die langdurige banden met soortgenoten aangaan, zoals de monogame prairiewoelmuis. Het troostgedrag werd niet waargenomen bij graslandwoelmuizen. Die soort is nauw verwant aan de prairiewoelmuis maar individueler en niet monogaam.

Wanneer de onderzoekers de werking van oxytocine bij de prairiewoelmuizen blokkeerden met een injectie, was het troostgedrag snel voorbij. Ook bij mensen lijkt het hormoon en neurotransmitter oxytocine een rol te spelen in empathisch gedrag. Proefpersonen die de neurotransmitter krijgen toegediend, worden meteen een stuk vriendelijker voor hun omgeving.
Frans de Waal wijst op een ander belang van dit onderzoeksresultaat. Uit ander onderzoek blijkt dat oxytocine wellicht de sociale betrokkenheid van mensen met autisme kan vergroten. De prairiewoelmuis is een ideaal proefdier voor neurologisch onderzoek naar oxytocine en empathie. Bij apen en mensen is dat veel lastiger en bovendien controversieel.
Bron: http://www.volkskrant.nl/wetenschap/ook-knaagdieren-blijken-empathie-te-bezitten~a4229881/ (januari 2016).



▶ **Afb. 1** Prairiewoelmuis.

opdrachten

1 Zet de begrippen bij het juiste organisatieniveau. Kies uit: *empathie – hersenvolume – individu – mens met autisme – neurotransmitter – oxytocine – paarvormend – sociale betrokkenheid – troostgedrag*.

Organisatieniveau	Begrip
Biosfeer	
Ecosysteem	
Populatie	
Organisme	
Orgaan	
Cel	
Molecuul	

2 **a** Welke betekenis heeft het begrip ‘empathie’ in de tekst?
b Is de uitspraak: ‘Prairiewoelmuizen troosten elkaar als het even tegenzit’, ethologisch correct? Licht je antwoord toe.

3 **a** Is het weergegeven onderzoek een voorbeeld van een beschrijvend of een hypothesevormend onderzoek?
b Wat was de onderzoeksvraag?
c Aan welke voorwaarde moet, naast de controleproef, ook voldaan zijn voor een betrouwbaar resultaat van dit onderzoek?
d Uit welke waarnemingen blijkt dat de prairiewoelmuizen elkaar ‘troosten’?

4 **a** Leeft de prairiewoelmuis voornamelijk solitair, in paren of in groepen?
b Verklaar het evolutionaire voordeel van de eigenschap empathie bij de prairiewoelmuis.

5 Bij welke relaties tussen mensen zorgt het hormoon oxytocine voor versterking van de band?

6 Welk maatschappelijk nut kan onderzoek naar empathie en de werking van oxytocine bij prairiewoelmuizen hebben?

Practica

▼ Afb. 1

BIOLOGISCHE TECHNIEK	EEN ETHOGRAM MAKEN
Doel	Een ethogram is een lijst met objectieve beschrijvingen van de handelingen die bij een diersoort kunnen voorkomen.
Werkwijze	Observeer de handelingen uit het gedragssysteem van enkele dieren die representatief zijn voor de soort. – Maak een tabel met drie kolommen: Handeling, Afkorting, Beschrijving. – Noteer in de eerste kolom een woord dat de handeling beschrijft. – Noteer in de tweede kolom een afkorting voor het gekozen woord. – Noteer in de derde kolom de objectieve beschrijving van het gedrag.

▼ Afb. 2

BIOLOGISCHE TECHNIEK	EEN PROTOCOL MAKEN
Doel	Een protocol is een overzicht van de achtereenvolgens waargenomen handelingen van een dier gedurende een bepaalde periode. Aan de hand van een protocol kun je uitspraken doen over het gedrag van een dier.
Werkwijze	Observeer gedurende een bepaalde tijd, bijvoorbeeld vijf minuten of een uur, het gedrag van een dier. – Maak een tabel met de tijden. – Noteer bij elk tijdstip de op dat moment voorkomende handeling. Gebruik daarbij de afkortingen uit het ethogram.

practicumopdracht 1

De pupilreflex

▸▸ BASISSTOF 2

MATERIAAL
- spiegel (eventueel)
- horloge, smartphone of stopwatch

De pupilreflex regelt de hoeveelheid licht die op het netvlies valt. In deze practicumopdracht onderzoek je de werking van de pupilreflex. Je kunt deze opdracht alleen uitvoeren of met zijn tweeën.

METHODE
- Houd een minuut lang een hand voor een van je ogen. Haal dan je hand weg van dit oog.
- Als je alleen werkt, kijk je in de spiegel naar wat er gebeurt met de pupilgrootte van beide ogen direct na het wegnemen van je hand. Als je met zijn tweeën werkt, kijkt de ander wat er met de pupilgrootte gebeurt, direct na het wegnemen van je hand.

RESULTAAT

Beantwoord de volgende vragen.

1 Welke veranderingen van de pupilgrootte heb je waargenomen?

2 Is de reflexboog van de pupilreflex voor beide ogen gescheiden of valt deze gedeeltelijk samen? Leg je antwoord uit.

practicumopdracht 2

Ontleden van een koeienoog

BASISSTOF 2

MATERIAAL
- koeienoog
- bakje of petrischaal
- scalpel (scherp mesje)
- prepareernaald
- pincet
- horlogeglas
- objectglas
- schaar
- handschoenen
- tissue
- papier met tekst

De (inwendige en uitwendige) bouw van koeienogen komt in veel opzichten overeen met mensenogen. Maar er zijn ook enkele verschillen. In deze practicumopdracht leer je die verschillen herkennen en verklaren.

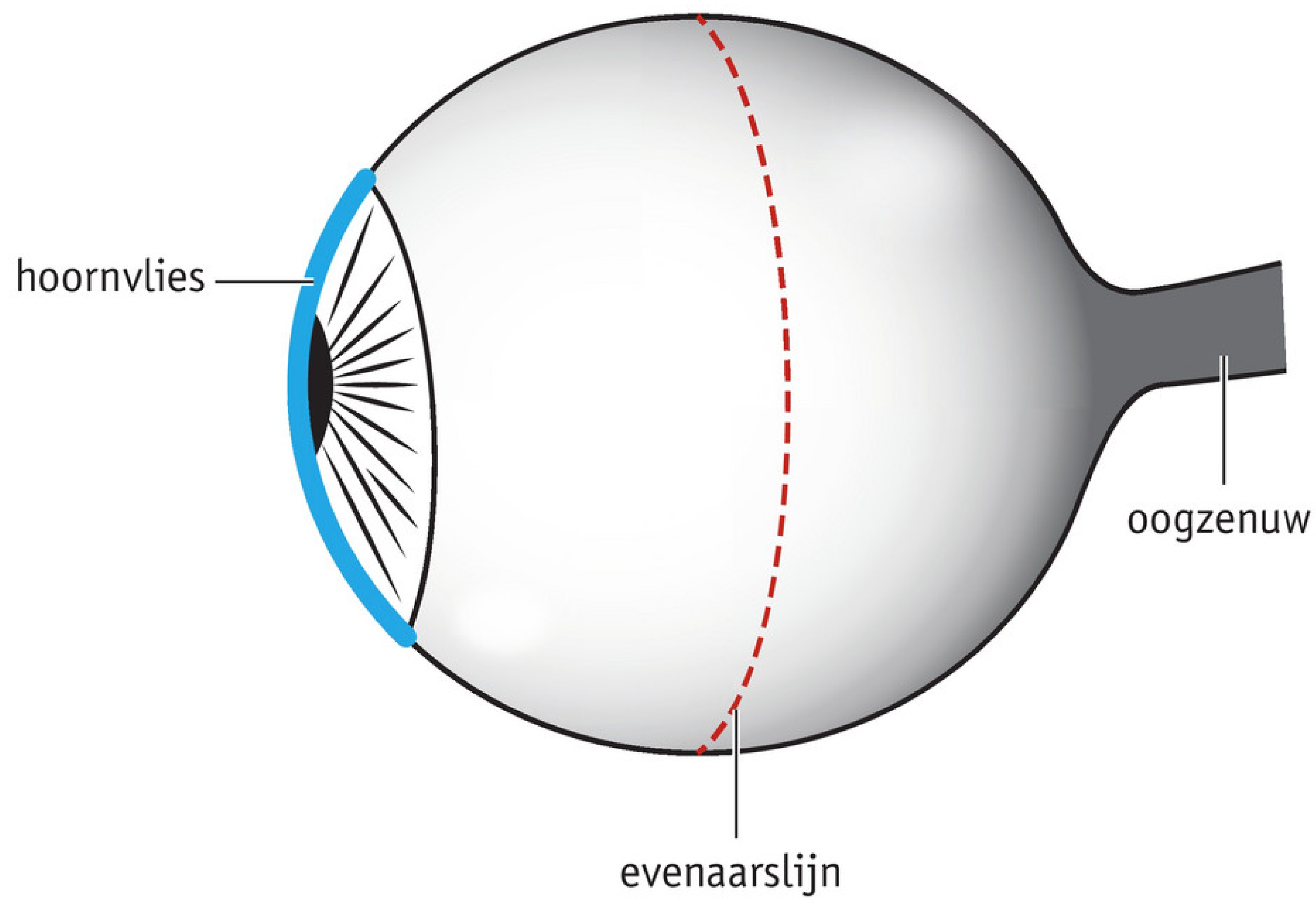
METHODE

Onderzoek de uitwendige bouw van het oog.
- Doe de handschoenen aan voor je met je werk begint.
- Leg het oog in een bakje of petrischaal.
- Maak een schematische tekening van de voorzijde van het koeienoog.
- Benoem de onderdelen: bovenste ooglid, onderste ooglid, harde oogvlies, iris (met pupil), traanbuis en traanklier.
- Bekijk het oog nu van de achterzijde. Leg het oog zo neer dat de bovenkant van het oog naar boven ligt.
- Maak een schematische tekening van de achterzijde van het koeienoog.
- Benoem de onderdelen indien mogelijk: oogspieren, ooglidspier, oogzenuw en vetweefsel. Vaak zijn het vetweefsel rond het oog en de oogspieren verwijderd.
- Verwijder indien nodig het vet en de spieren die de oogbol omgeven, zonder de oogbol te beschadigen. Gebruik hiervoor een scalpel, schaar en pincet. Als het ‘wit van de ogen’ rood ziet, is dit niet het harde oogvlies zelf dat rood wordt. Het zijn de bloedvaten die in het dunne laagje bindweefsel rondom de oogbol liggen. Het harde oogvlies zelf heeft geen bloedvaten.

Beantwoord de volgende vragen.

1 Waar zit de oogzenuw: in het midden van het oog of ernaast?
2 Heb je een rechteroog of linkeroog gekregen? Leg je antwoord uit.

Onderzoek nu de inwendige bouw van het oog.
- Het harde oogvlies is echt hard. Prik (voorzichtig) met een prepareernaald in het harde oogvlies.
- Snijd het harde oogvlies door over de evenaarslijn (zie afbeelding 3). Maak eerst voorzichtig een snede met behulp van het scalpel en werk dan verder met de schaar. Zorg ervoor dat je het glasachtig lichaam niet beschadigt.
- Tijdens het snijwerk komen het doorzichtige glasachtig lichaam en de lens los. Verwijder ze voorzichtig uit de twee ‘kommetjes’ die ontstaan. Leg ze op een horlogeglas.



Afb. 3 Een oog (schematisch).

- In het kommetje met de oogzenuw ligt een doorzichtig vlies uitgespreid: het netvlies. Daaronder zie je het vaatvlies als een zwart glanzende laag. Het vaatvlies is zwart aan de kant van het harde oogvlies. Pel dit voorzichtig af.
- Tussen het netvlies en het vaatvlies zit bij koeien (ook bij bijvoorbeeld herten en katten) een blauw gekleurde spiegelende laag: het *tapetum lucidum*. Maak een schematische tekening van de binnenzijde van de achterste ooghelft.
- Benoem de onderdelen: netvlies, vaatvlies en *tapetum lucidum*.
- In het kommetje met het hoornvlies zie je (als het oog vers is) dat het vaatvlies vooraan vrijkomt van het harde oogvlies en overgaat in twee structuren:
 - naar binnen toe het zwarte straalvormige lichaam;
 - naar buiten toe het gepigmenteerde regenboogvlies (iris) met een ellipsvormige pupil.
- Bekijk nu de doorzichtige delen die op het horlogeglas liggen. Het grootste en slapste deel is het glasachtig lichaam en het kleinste deel is de lens. Haal ze zorgvuldig los van elkaar. Soms zitten er nog resten van het straalvormig lichaam en de lensbandjes vast aan de ooglens. Bij een vers oog kun je de lens vastpakken met een pincet.
- Leg de ooglens op een objectglas en leg deze op een stuk papier met tekst.

RESULTAAT

- twee schematische tekeningen van de uitwendige bouw van het oog
- een schematische tekening van de inwendige bouw van het oog (binnenzijde van de achterste ooghelft)

Beantwoord de volgende vragen.

3 Wat is de functie van de zwart glanzende laag in het vaatvlies?

4 Het *tapetum lucidum* kaatst licht terug.
Wat kun je afleiden uit het feit dat koeien een *tapetum lucidum* hebben?

5 Een koe heeft een ellipsvormige pupil en de mens heeft een ronde pupil.
Hoe kun je dit verschil verklaren? Denk daarbij ook aan de stand van de ogen van een koe en een mens.

6 Hoe zie je de letters als je de lens op een stuk papier met tekst legt? Leg je antwoord uit en betrek hierbij de vorm van de lens.

practicumopdracht 3

Beschrijvend ethologisch onderzoek

BASISSTOF 3

MATERIAAL
- schrijfmateriaal (papier en potlood)
- klembord
- stopwatch (of horloge met secondeaanduiding)
- verrekijker

In deze practicumopdracht voer je in tweetallen een gedragsonderzoek uit. Je kunt het gedrag van een huisdier of een dier in een dierentuin of boerderij onderzoeken. Je kunt ook gebruikmaken van een film. Overleg met je docent welk dier je gaat onderzoeken en waar je waarnemingen gaat doen.

ONDERZOEKSVRAAG

Formuleer een onderzoeksvraag die je wilt beantwoorden. Bijvoorbeeld: ‘Komen de handelingen van het voedingsgedrag van het dier altijd in een vaste volgorde voor?’

METHODE
- Bestudeer het dier dat je wilt onderzoeken en maak een ethogram van de handelingen die je waarneemt.
- Bestudeer het gedrag van het dier dat je wilt onderzoeken en maak een protocol van het waargenomen gedrag.
- Verdeel de taken:
 - één leerling geeft telkens aan wanneer de tijd (bijvoorbeeld vijf of dertig seconden) om is;
 - één leerling noteert de afkortingen van deze handelingen.

RESULTAAT

een ethogram en een protocol

DISCUSSIE

Beantwoord de volgende vragen en maak een verslag. Verwerk de resultaten en de vragen in je verslag.

1. Op welke wijze zou het onderzoek nauwkeuriger kunnen worden uitgevoerd?
2. Wat ging er goed? Wat kan een volgende keer beter?

Samenvatting

LEERDOEL 1 ▸▸ BASISSTOF 1

Je kunt de werking van zintuigen beschrijven en de relatie van het zintuigstelsel met het zenuwstelsel beschrijven.

- Zintuigen ontvangen externe en interne prikkels.
- In zintuigcellen (receptoren) ontstaan onder invloed van prikkels impulsen.
 - Mechanische receptoren reageren bijv. op aanrakingen en geluid.
 - Chemische receptoren binden bepaalde moleculen uit de omgeving.
 - Proprioceptoren registreren veranderingen van de spierspanning of de stand van een lichaamsdeel.
- Zintuigen hebben een prikkeldrempel die moet worden overschreden om een impuls te kunnen veroorzaken.
 - De prikkeldrempel is de kleinste prikkelsterkte die een impuls veroorzaakt.
 - Adequate prikkel: de soort prikkel waarvoor de prikkeldrempel van een zintuigcel het laagst is.
 - Adaptatie: aanpassing van de gevoeligheid van een zintuig bij een aanhoudende prikkelsterkte.

LEERDOEL 2 ▸▸ BASISSTOF 2

Je kunt de delen van een oog beschrijven en hun functie toelichten.

- Harde oogvlies (wit): stevig vlies, geeft bescherming.
- Hoornvlies (doorzichtig): de voortzetting van het harde oogvlies aan de voorzijde.
- Iris (regenboogvlies): gekleurde deel (pigment) van het oog.
 - Pupil: opening in de iris.
- Vaatvlies: bevat veel bloedvaten, zorgt voor de voeding van een groot deel van het oog.
- Netvlies: binnenste laag van de wand van een oog met lichtreceptoren.
- Gele vlek: plaats in het centrum van het netvlies.
- Blinde vlek: plaats in het netvlies waar de oogzenuw het oog verlaat en de doorgang voor bloedvaten.
- Glasachtig lichaam (geleiachtig): houdt het netvlies op zijn plaats.
- Ooglens: bolle lens achter de iris en de pupil.

LEERDOEL 3 ▸▸ BASISSTOF 2

Je kunt de beeldvorming door ooglenzen beschrijven en de pupilreflex toelichten.

- Het hoornvlies, de ooglens en het straalvormig lichaam zorgen ervoor dat een scherp beeld op het netvlies ontstaat.
 - Lichtstralen die een oog binnenvallen, worden gebroken door het hoornvlies en de ooglens.
 - Straalvormig lichaam: hierin liggen de accommodatiespieren (kringspieren).
 - De lenzen hangen met behulp van lensbandjes in de straalvormige lichamen.
- Accommoderen: de vorm (boller of platter) van de ooglenzen wordt aangepast aan de afstand waarop een voorwerp zich bevindt.
- Op het netvlies wordt een omgekeerd, verkleind beeld gevormd.
 - In de gezichtscentra in de grote hersenen wordt het beeld waargenomen.
- Bij lenzen wordt de ligging van het brandpunt (F) bepaald door de vorm van de lens.
 - Negatieve (holle) lenzen spreiden (divergeren) de lichtstralen.
 - Positieve (bolle) lenzen bundelen (convergeren) de lichtstralen.
 - Hoe boller een lens, hoe kleiner de brandpuntsafstand (f).
 - Bij een bolle lens met een vaste brandpuntsafstand wordt de beeldafstand (b) kleiner naarmate de voorwerpsafstand (v) groter wordt.
- Bijziendheid: voorwerpen van dichtbij kun je scherp waarnemen, voorwerpen van veraf niet.
- Verziendheid: voorwerpen van veraf kun je scherp waarnemen, voorwerpen van dichtbij niet.
- De pupilreflex beschermt lichtreceptoren in het netvlies tegen een te hoge lichtintensiteit.
 - Kringspieren en straalsgewijs lopende spieren bepalen de pupilgrootte.

LEERDOEL 4 ▸▸ BASISSTOF 2

Je kunt de bouw en werking van het netvlies beschrijven en toelichten hoe je diepte kunt zien.

- Het netvlies bestaat uit drie lagen:
 - een laag neuronen: geleiden impulsen naar het centrale zenuwstelsel;
 - een laag lichtreceptoren (staafjes en kegeltjes): hierin ontstaan impulsen;
 - een pigmentlaag: absorbeert licht en beschermt hiermee zintuigcellen;
 - In de gele vlek wordt het scherpste beeld waargenomen.
- Staafjes en kegeltjes bevatten lichtgevoelige pigmenten.
- Met staafjes kun je contrasten waarnemen.
 - Meerdere staafjes zijn op één neuron aangesloten.
 - Staafjes zijn gevoelig voor verschillende kleuren licht, maar vrijwel ongevoelig voor rood licht.
- Met kegeltjes kun je kleuren en details waarnemen.
 - Er zijn drie typen kegeltjes die gevoelig zijn voor rood, groen of blauw licht.
 - De impulsen van elk kegeltje worden apart doorgegeven aan één neuron.
- Door adaptatie varieert de prikkeldrempel voor licht bij kegeltjes en staafjes, afhankelijk van de lichtsterkte.
 - Donkeradaptatie duurt bij staafjes langer dan bij kegeltjes.
- Diepte zien (stereoscopie):
 - Optisch chiasma: de oogzenuwen kruisen elkaar gedeeltelijk.
 - Door de vergelijking van de beelden van beide ogen in de gezichtscentra kun je diepte waarnemen.

LEERDOEL 5 ▸▸ BASISSTOF 3

Je kunt toelichten wat gedrag is en hoe gedrag is ingedeeld.

- Gedrag: alle waarneembare activiteiten van een dier of een mens.
 - Gedrag is opgebouwd uit opeenvolgende handelingen (gedragselementen).
 - Reacties van een dier of mens op prikkels noem je respons.
- Een handeling is respons op prikkels.
 - Gedragssysteem: handelingen met een gemeenschappelijk doel.
 - Gedragsketen: als het effect van de ene handeling leidt tot een volgende handeling.
- Adequaat gedrag: de overlevingskansen en fitness van een dier worden vergroot wanneer het gedrag goed is aangepast aan de omstandigheden.

LEERDOEL 6 ▸▸ BASISSTOF 3

Je kunt omschrijven wat ethologie inhoudt, hoe je gedrag kunt bestuderen en de invloed van gedragsonderzoek op de maatschappij toelichten.

- Ethologie: de studie van het gedrag.
 - Gedrag wordt bestudeerd door het op te splitsen in afzonderlijke handelingen.
 - Een etholoog kan de vorming van gedrag niet waarnemen (black box).
 - Met MRI kunnen activiteiten van hersendelen zichtbaar worden gemaakt bij het uitvoeren van handelingen.
 - Ethogram: een objectieve beschrijving van de handelingen van een diersoort.
 - Protocol: een lijst van achtereenvolgens waargenomen handelingen van een dier.

LEERDOEL 7 ▸▸ BASISSTOF 4

Je kunt toelichten dat gedrag deels erfelijk is bepaald.

- Gedrag wordt bepaald door erfelijke factoren, ervaringen (leerprocessen), anatomie, fysiologische toestand, ontwikkelingsfase en prikkels.
- Sleutelprikkel: prikkel die een doorslaggevende rol speelt bij het ontstaan van bepaald gedrag.
 - De respons op een sleutelprikkel is gebaseerd op erfelijke informatie en is voorspelbaar.
- Supranormale prikkel: prikkel die een grotere kans op respons heeft dan de sleutelprikkel.
- Erfelijk bepaald gedrag zorgt voor een snelle, vaste reactie op prikkels, waardoor de overlevingskans kan toenemen.

LEERDOEL 8 ▸▸ BASISSTOF 4

Je kunt de dynamische relatie beschrijven tussen een organisme en zijn omgeving.

- Gedrag ontstaat door interactie met de omgeving.
 - Interne prikkels en externe prikkels bepalen de motivatie.
- Motivatie (drang) is de bereidheid om een bepaald gedragssysteem uit te voeren.
- Periodieke schommelingen van prikkelsterkten in het interne of externe milieu hebben invloed op het gedrag.
 - Veranderingen in het interne milieu volgen een biologische klok.

LEERDOEL 9 ▸▸ BASISSTOF 5

Je kunt leerprocessen herkennen en beschrijven en de functie van leren uitleggen.

- Leren: een duurzame gedragsverandering die wordt veroorzaakt door ervaring.
- Inprenting: vastleggen van een leerervaring gedurende een korte gevoelige periode.
- Gewenning: een bepaalde reactie op een prikkel wordt afgeleerd bij herhaling van die prikkel.
- Conditionering: een bepaald gedrag wordt geleerd door ‘beloning’ of ‘straf’.
- Trial and error (proefondervindelijk leren): leren van de ervaringen die worden opgedaan bij het uitvoeren van bepaald gedrag onder natuurlijke omstandigheden.
 - Geconditioneerde reflex: een kunstmatige prikkel veroorzaakt een bepaald gedrag dat oorspronkelijk door een natuurlijke prikkel werd veroorzaakt (Pavlov-reactie).
 - In de Skinner-box wordt de respons van een dier op beloning onderzocht.
- Imitatie (nabootsing): leren door het gedrag van soortgenoten na te doen.
- Inzicht: in een onbekende situatie wordt de oplossing van een probleem gevonden door ervaringen op een andere wijze te combineren.

LEERDOEL 10 ▸▸ BASISSTOF 6

Je kunt de functie van verschillende vormen van sociaal gedrag uitleggen en het verband aangeven met overlevingskansen.

- Sociaal gedrag: gedrag van soortgenoten ten opzichte van elkaar.
- Signaal: handeling bij sociaal gedrag die als prikkel werkt voor de (volgende) handeling van een soortgenoot.
- Samenleven in een groep kan de kans op overleven vergroten.
- Balts: baltsgedrag dat aan de paring voorafgaat en de voortplantingsdrang vergroot.
- Territoriumgedrag: gedrag met als doel een territorium afbakenen en verdedigen.
 - Veel dieren vertonen op de grens van het territorium dreiggedrag.
- Conflictgedrag: gedrag dat ontstaat bij gelijke motivatie voor twee gedragssystemen.
 - Overspronggedrag: vorm van conflictgedrag met een signaalfunctie.
- Rangorde: volgorde binnen een groep dieren van dominant naar minst dominant.
 - Imponeergedrag: gedrag waarbij een dier zich zo groot en indrukwekkend mogelijk maakt.
 - Verzoeningsgedrag: gedrag van een ondergeschikt dier ten opzichte van een dominante soortgenoot.
- Staten: grote populatie insecten met een sterke taakverdeling, bijv. bij bijen.

LEERDOEL 11 ▸▸ BASISSTOF 7

Je kunt overeenkomsten en verschillen in het gedrag van dieren en mensen beschrijven.

- Mensapen communiceren met elkaar, kennen zelfbewustzijn, hebben empathisch vermogen en dragen kennis aan elkaar over.
- Bij dieren en mensen spelen erfelijke factoren (bijv. gezichtsuitdrukkingen bij mensen) en leerprocessen een rol.
 - Dieren en mensen vertonen o.a. territoriumgedrag, dreiggedrag en imponeergedrag.
- Het leervermogen van mensen is groter (o.a. door de grotere hersenen en ontwikkeling van de hersenschors) dan van dieren; mensen kunnen bewuste keuzen maken.
 - Mensen gebruiken taal en een cultuur met normen en waarden.
- Mensen hebben een empathisch vermogen: ze kunnen zich inleven in een situatie, gedachten en emoties van anderen.
 - Mensen steunen en troosten elkaar uit medeleven, zelfs zonder dat er een nauwe genetische verwantschap bestaat.
 - Ook mensapen, olifanten en prairiewoelmuizen hebben een empathisch vermogen.
 - Mensen kunnen nadenken over hun gedrag en het gedrag beoordelen (moreel bewustzijn).

COMPETENTIES/VAARDIGHEDEN

Je hebt de volgende vaardigheden geoefend:

- doelgericht zoeken, beoordelen en verwerken van informatie;
- analyseren welke rol ethologie heeft in beroepen en de dagelijkse praktijk;
- toepassen van verschillende fasen van natuurwetenschappelijk onderzoek;
- uitvoeren en presenteren van een natuurwetenschappelijk onderzoek;
- verzamelen, bewerken en overzichtelijk weergeven van data;
- verklaren van mogelijkheden om te kunnen waarnemen op het niveau van organismen met behulp van evolutiemechanismen (evolutionair denken);
- verklaren van gedrag op het niveau van organismen en populaties met behulp van evolutiemechanismen (evolutionair denken);
- met elkaar in verband brengen van het zenuwstelsel en zintuigstelsel met verschillende organisatieniveaus (systeemdenken);
- met elkaar in verband brengen van vormen van gedrag en overlevingskansen op de niveaus van organismen en populaties (systeemdenken).

Examentrainer

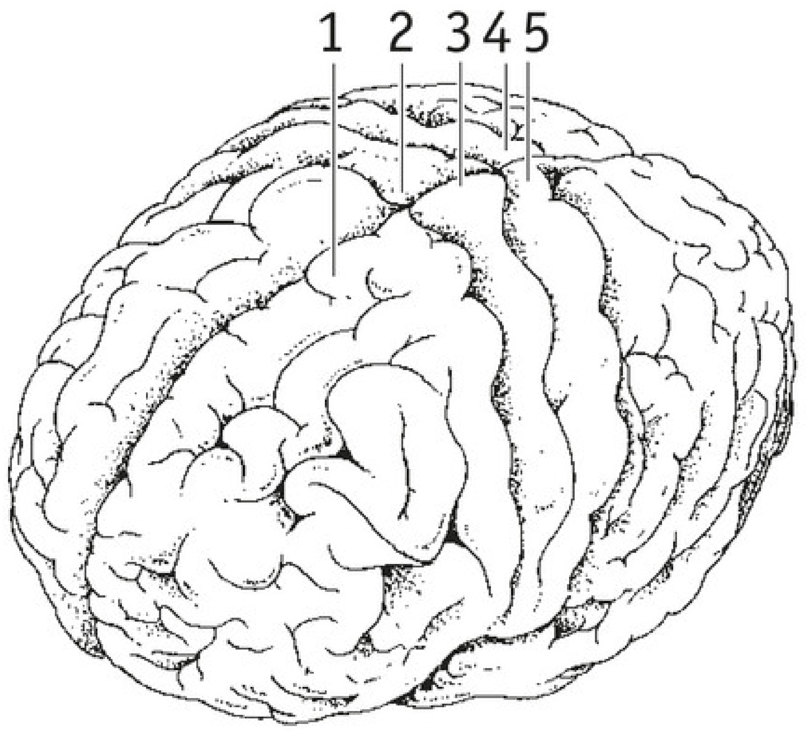
HERSENDOORBLOEDING

Bron: examen vwo 2008-1, vraag 9 en 10.

In de hersenen kunnen *arterioveneuze malformaties* (AVM's) voorkomen. Een AVM is een misvorming in het haarvatennet tussen een slagadertje en een adertje, waardoor het slagadertje direct overgaat in het adertje. De overgang bestaat uit een sterk verwijd bloedvat dat om die reden wel 'spatader' wordt genoemd. AVM's kunnen tot bloedingen leiden, doordat in de 'spataderen' gemakkelijk scheurtjes ontstaan. De gevolgen van dergelijke bloedingen lopen sterk uiteen, afhankelijk van de plaats en de omvang. Zelfs zonder dat er bloedingen ontstaan, kunnen hinderlijke effecten optreden, variërend van acute hoofdpijn tot verlammingen.

In afbeelding 1 is een bovenaanzicht van de grote hersenen weergegeven. Een aantal delen is genummerd.

▼ **Afb. 1** Bovenaanzicht van de grote hersenen.



Bij een patiënt is een AVM de oorzaak van een verlamming in het rechterbeen.

2p **1** In welk van de genummerde delen van de grote hersenen bevindt zich de AVM die deze verlamming veroorzaakt?
- A in deel 1
- B in deel 2
- C in deel 3
- D in deel 4
- E in deel 5

LUI OOG VERHELPEN MET COMPUTER-SPELLETJES

Bron: pilot-examen vwo 2012-2, vraag 27 tot en met 32.

De 6-jarige Ben Michaels zag bijna niets meer met zijn rechteroog. Totdat artsen hem voorschreven om twee uur per dag *Mario Kart DS* (een racespel op de spelcomputer) te spelen.

Bij het spelen met *Mario Kart DS* werd zijn linkeroog afgeplakt (occlusietherapie) en mocht hij alleen zijn rechteroog gebruiken. Na een week zag hij al veel beter met dit oog. Ben Michaels had een 'lui oog'. In de medische wereld heet dit amblyopie. Amblyopie is een visuele afwijking waarbij de informatie van een van de ogen in de hersenschors wordt onderdrukt. Het komt bij kinderen vrij veel voor. Behandeling heeft eigenlijk pas zin als de oorzaak die tot het luie oog heeft geleid, uit de weg is geruimd.

Amblyopie kan worden veroorzaakt door elke situatie die de beeldvorming van een oog nadelig beïnvloedt. Een van de oorzaken is scheelzien, waarbij de ogen niet op hetzelfde punt worden gericht.

2p **2** Noem nog twee mogelijke oorzaken van amblyopie.

3p **3** Leg uit waardoor scheelzien een lui oog kan veroorzaken.

In eerste instantie lukte het niet om het luie oog van Ben te behandelen. De arts schreef daarom atropine voor, dat regelmatig in het linkeroog moest worden gedruppeld. Een van de effecten van atropine is dat de pupil zich verwijdt. Ben kon tijdelijk zijn linkeroog niet voor dichtbij zien gebruiken, doordat ten gevolge van atropine ook zijn accommodatiespier tijdelijk niet werkte.

2p **4** Welke spieren in de iris van dat oog zijn ontspannen door de atropine? Zijn de lensbandjes in dat oog dan wel of niet gespannen door de atropine?

	irisspieren die ontspannen	*de lensbandjes zijn dan*
A	kringspieren	niet gespannen
B	kringspieren	gespannen
C	straalsgewijs lopende spieren	niet gespannen
D	straalsgewijs lopende spieren	gespannen

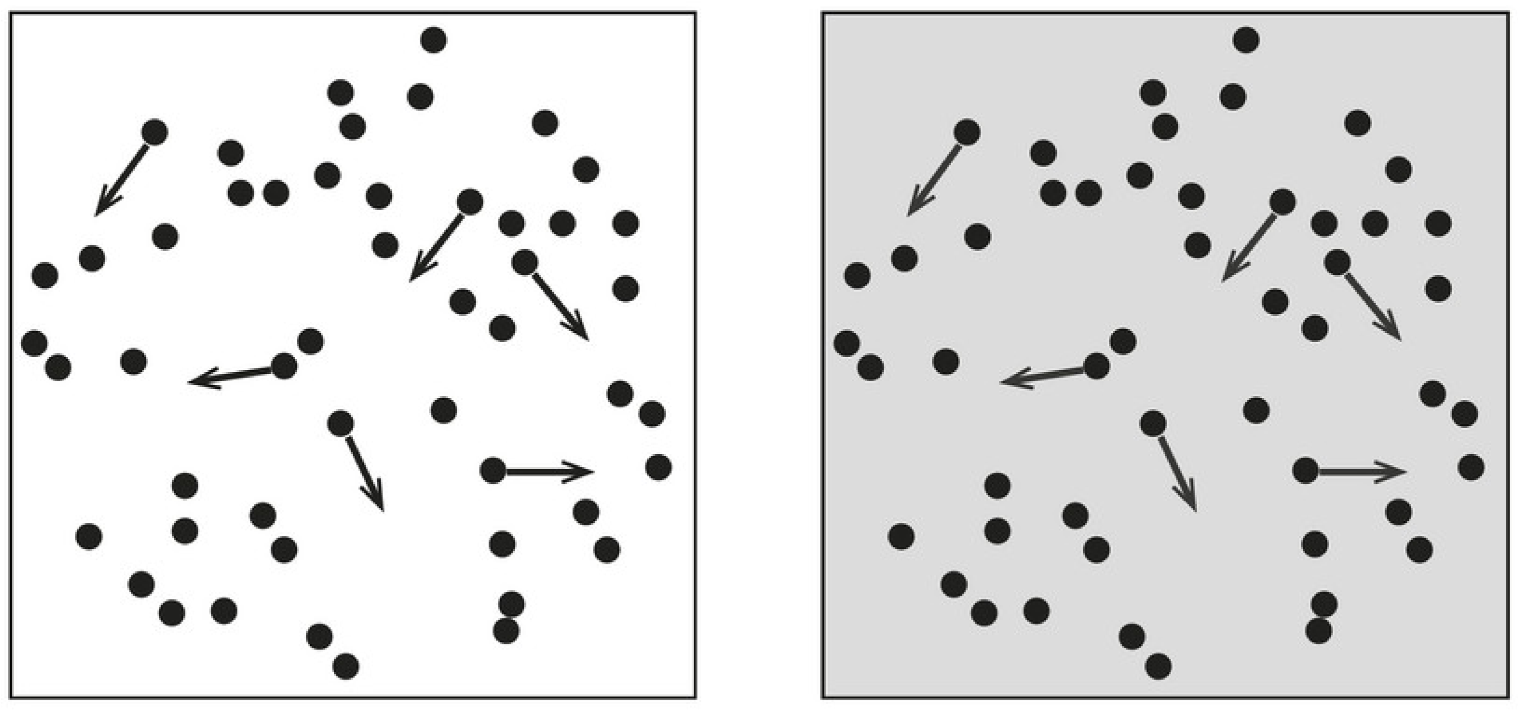
In plaats van atropine had de arts Ben ook een bril met een bepaalde sterkte voor het goede oog kunnen voorschrijven, waardoor dit oog zou worden beperkt in het dichtbij zien. Door dit glas zou er, als Ben iets van dichtbij bekijkt, geen scherp beeld op het netvlies vallen.

2p **5** Is het brillenglas voor het goede oog in dit geval divergerend of convergerend? Wordt, bij het dichtbij zien, het scherpe beeld hierdoor vóór of achter het netvlies van het goede oog geprojecteerd?

	brillenglas is	*scherp beeld valt*
A	convergerend	voor het netvlies
B	convergerend	achter het netvlies
C	divergerend	voor het netvlies
D	divergerend	achter het netvlies

Ben moest zijn luie oog goed oefenen. Op dit moment zijn daar allerlei hulpmiddelen voor. Ze komen erop neer dat een visuele taak telkens wordt herhaald. Eén techniek is erop gebaseerd dat men beelden aanbiedt, bijvoorbeeld bewegende stippen op een beeldscherm die weinig contrast met de achtergrond hebben (zie afbeelding 2). De nieuwste therapieën gaan ervan uit dat daarbij het goede oog niet mag worden afgeplakt, omdat dit ten koste gaat van de samenwerking van de ogen. Aan de McGill University in Montreal ontwikkelden orthoptisten een stereokijksysteem waarbij het luie oog andere informatie krijgt dan het goede oog. In een proef varieerden zij het contrast van de beelden die naar het goede en het luie oog werden gestuurd en noteerden hoe goed het luie oog dan was in het herkennen van bewegende stippen tegen een bepaalde achtergrond. Als gevolg van het variëren van het contrast veranderde ook het effect van de samenwerking tussen beide ogen.

▼ **Afb. 2** Beeld met maximaal en geleidelijk minder contrast.



1 beeld met maximaal contrast

2 beeld met geleidelijk minder contrast

Bij aanvang kregen beide ogen het beeld met maximaal contrast. De prestaties van het luie oog bij dit contrast zijn op 100% gesteld. Daarna werd het contrast voor het goede oog geleidelijk verminderd, van 0,8 naar 0,2. Een contrast van 0,2 betekent dat het goede oog vijfmaal minder contrastrijke beelden kreeg aangeboden dan het luie oog. Het contrast voor het luie oog werd maximaal gehouden. De resultaten van dit onderzoek zijn vermeld in de tabel (zie afbeelding 3).

▼ **Afb. 3** Meetresultaten.

Contrast van de beelden voor het goede oog	1,0	0,8	0,6	0,4	0,2	0,0
Gemiddelde prestatie van het luie oog	100%	116%	127%	130%	160%	

2p **6** Wat is in deze situatie waarschijnlijk de prestatie van het luie oog als het contrast van de beelden voor het goede oog is teruggebracht naar 0,0?

A minder dan 100%
B tussen de 100% en 160%
C meer dan 160%

Onderzoeker Richard Eastgate van de Nottingham University ontwikkelde een autoracespel als therapie voor luie ogen. Eastgate dacht dat, om voldoende effect te bereiken, er net zo lang met dit spel moest worden gespeeld, als de gemiddelde tijdsduur van de occlusietherapie. Maar al na één uur racen werd hetzelfde resultaat bereikt als na 400 uur occlusie. Tijdens het spel dienen punten te worden gescoord. Deze punten worden verkregen als de bestuurder obstakels die hij tegenkomt ontwijkt. Een deel van het beeld in het spel is dynamisch: het verandert. De rest is statisch: het blijft gelijk.

2p **7** Welke beelden worden, om het luie oog te behandelen, tijdens de autorace naar het luie oog gestuurd en welke beelden naar het goede oog?

	naar het luie oog	*naar het normale oog*
A	dynamische beelden	dynamische beelden
B	dynamische beelden	statische beelden
C	statische beelden	dynamische beelden

3 Stofwisseling in de cel

Planten nemen via de bladeren en de wortels lichtenergie en grondstoffen op. Mensen moeten voedsel opnemen om in leven te blijven. In de stofwisseling zetten cellen de opgenomen stoffen en energie om in een bruikbare vorm.

ONTDEKKEN
Honderd jaar hardlopen 146

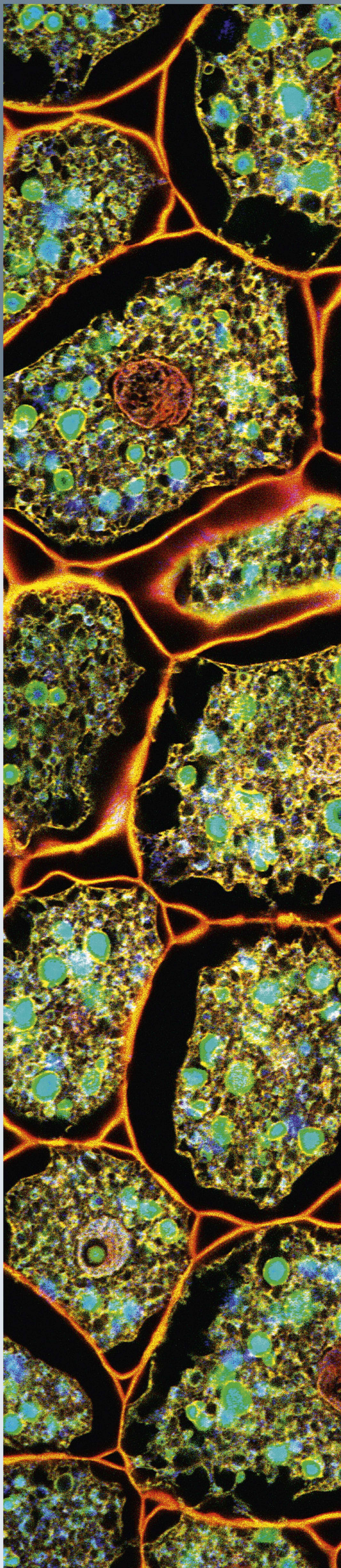
BASISSTOF
1 Chemie in cellen 148
2 Enzymen 153
3 Koolstofassimilatie 161
4 Voortgezette assimilatie 168
5 Dissimilatie 177

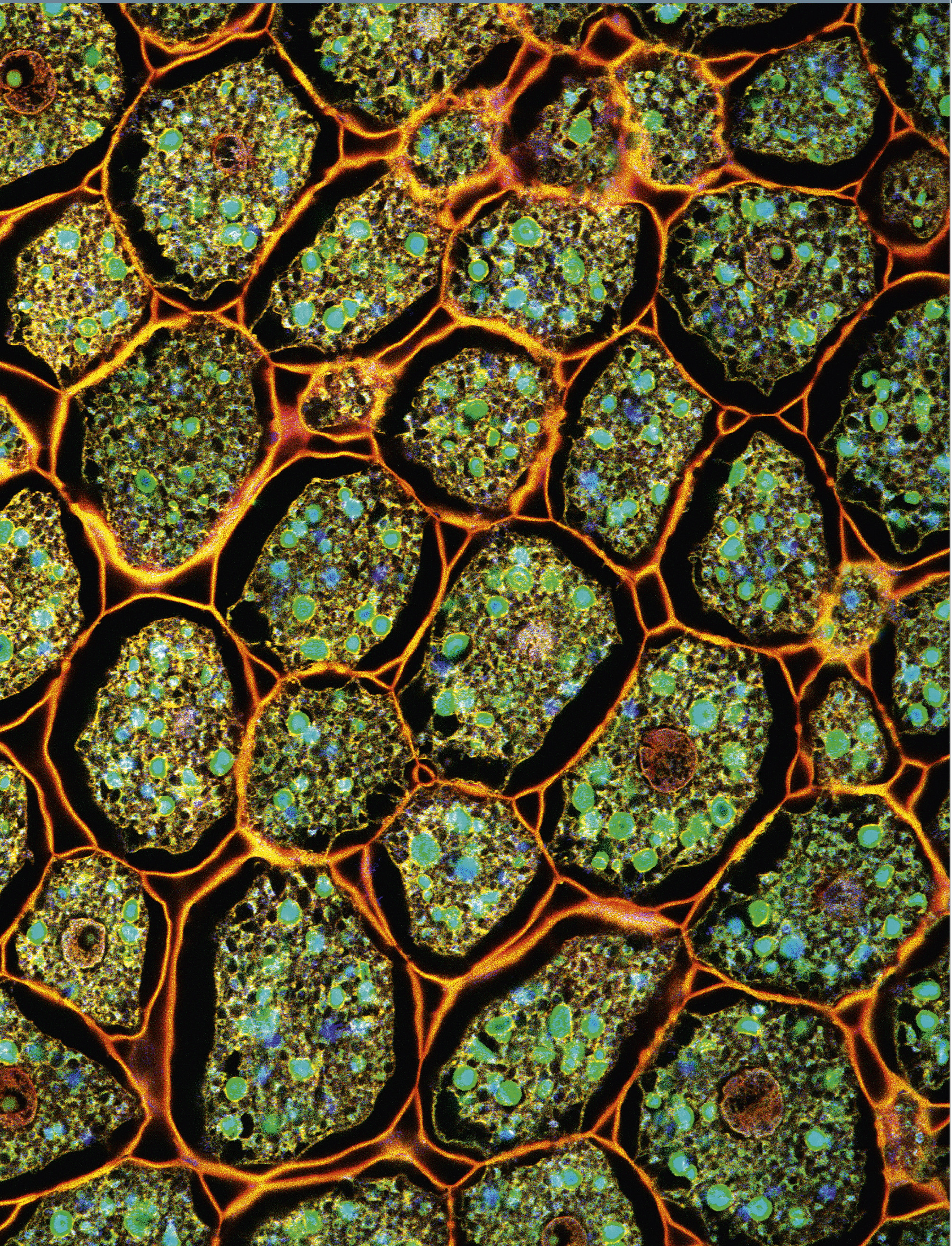
SAMENHANG
Koe neemt gas terug 188

PRACTICA 190

SAMENVATTING 194

EXAMENTRAINER 198







Honderd jaar hardlopen

BASISSTOF 1

De eerste marathon in Amsterdam vond plaats in 1916. Louwe Huizinga uit Groningen werd eerste. Sinds 1975 is de Amsterdam Marathon een jaarlijks terugkerend evenement. De veertigste editie van 2015 telde meer dan 45 000 deelnemers. Zo'n 16 500 van hen gingen voor de officiële afstand van 42,195 km.

De oudst bekende langeafstandsloop in Nederland werd gehouden in 1893. Bij deze ‘go as you please-race’ van maar liefst 85 km mochten de deelnemers zelf kiezen of ze wilden hardlopen of wandelen. De eerste loper kwam na bijna negen uur over de finish. Inmiddels zijn er in Nederland ruim 2,4 miljoen hardlopers en meer dan dertig jaarlijkse marathons. De grootste is die van Rotterdam met 17 500 inschrijvingen en 12 798 finishers in 2016, op de voet gevolgd door Amsterdam waar in datzelfde jaar 12 181 lopers over de finish kwamen. Ook Eindhoven, Leiden, Utrecht en vele andere plaatsen in Nederland hebben een eigen marathon.

‘Duursporters hebben veel energie nodig.’

Een marathon loop je niet zomaar. Wie nog nooit heeft hardgelopen, mag best twee jaar uittrekken voor de voorbereiding. Ook moet je inzicht hebben in de werking van de energiesystemen van het lichaam. Duursporters, zoals marathonlopers, hebben veel energie nodig om hun intensieve inspanning gedurende lange tijd vol te houden. Het vrijmaken van die energie kan op verschillende manieren gebeuren, afhankelijk van de intensiteit en de duur van de inspanning. Marathonlopers gebruiken vooral het aerobe energiesysteem. Bij een wedstrijdmarathon bijvoorbeeld kunnen lopers hun hoge snelheid (20 km/h) meer dan twee uur volhouden doordat ze precies zó hard rennen dat de aerobe energievoorziening tot de grens wordt gebruikt – zonder over die grens heen te gaan. Dat lukt alleen door op de juiste manier te trainen.

▼ **Afb. 1** Trainen voor een marathon.



opdracht

Je bent werkzaam als fysiotherapeut in een sportschool. Een vaste bezoeker wil volgend jaar graag meedoen aan de Amsterdam Marathon. Hij heeft jou gevraagd hem te helpen bij zijn training.

Je wilt de sporter graag helpen om de eindstreep te halen. Eerst ga je hem informeren over hoe in zijn lichaam energie wordt vrijgemaakt en waar die energie vandaan komt. Omdat je weet dat er meer mensen in de sportschool trainen voor de marathon, besluit je hierover een algemene informatiefolder te maken. Je doet dit samen met twee collega’s.

1 Maak een informatiefolder over de energievoorziening in het lichaam.

Stap 1 Inleiding
Geef puntsgewijs aan wat je gaat behandelen in de folder.

Stap 2 Informatie
Leg uit hoe energie in het lichaam wordt vrijgemaakt:
- Wat is het verschil tussen assimilatie en dissimilatie? Gebruik hierbij de begrippen ‘organische stoffen’ en ‘anorganische stoffen’.
- Wat is chemische energie?
- Wat is ATP, hoe is ATP opgebouwd en wat is de functie? Gebruik hierbij ook de begrippen ‘ADP’ en ‘fosforylering’.
- Waarom gaan de ademhalingsfrequentie en de hartslag tijdens hardlopen omhoog?

Stap 3 Slot
Waar kunnen mensen terecht voor meer informatie?

Aandachtspunten
- Bedenk dat de vormgeving (uiterlijk van de folder) aantrekkelijk moet zijn.
- Maak een goede voorkant voor de folder.
- Zorg voor een of meer informatieve afbeeldingen.
- Maak de tekst niet te uitgebreid, want dan willen mensen het niet meer lezen.
- Vouw de folder op de juiste wijze.

Leerdoel

- Je kunt omschrijven wat stofwisseling, assimilatie en dissimilatie zijn en wat er bij deze reacties met de energie gebeurt.

1 Chemie in cellen

Je lichaam bestaat uit miljarden cellen. In elke cel bruist het dag en nacht van de chemische activiteit. Stoffen worden gevormd en afgebroken om de cel op te bouwen en te zorgen voor de broodnodige energie.

METABOLISME

Het geheel van chemische omzettingsprocessen in een organisme is de **stofwisseling** (**metabolisme**). Een groot deel van de stofwisseling vindt plaats in cellen. Levende cellen nemen stoffen op uit hun omgeving en zetten die stoffen om in andere stoffen. Die omzettingen zijn nodig voor de opbouw van de cel en de energievoorziening.
In ons lichaam vinden processen plaats die altijd doorgaan, zoals de hartslag, de ademhalingsbewegingen en de peristaltische bewegingen van het darmkanaal. Alle stofwisselingsprocessen die in rust doorgaan, worden gerekend tot het basale metabolisme (de grondstofwisseling).
De intensiteit van het basale metabolisme kun je bepalen door de hoeveelheid zuurstof te meten die een individu in rust verbruikt. De intensiteit van het basale metabolisme blijkt onder andere afhankelijk te zijn van het geslacht, de leeftijd en het lichaamsgewicht.

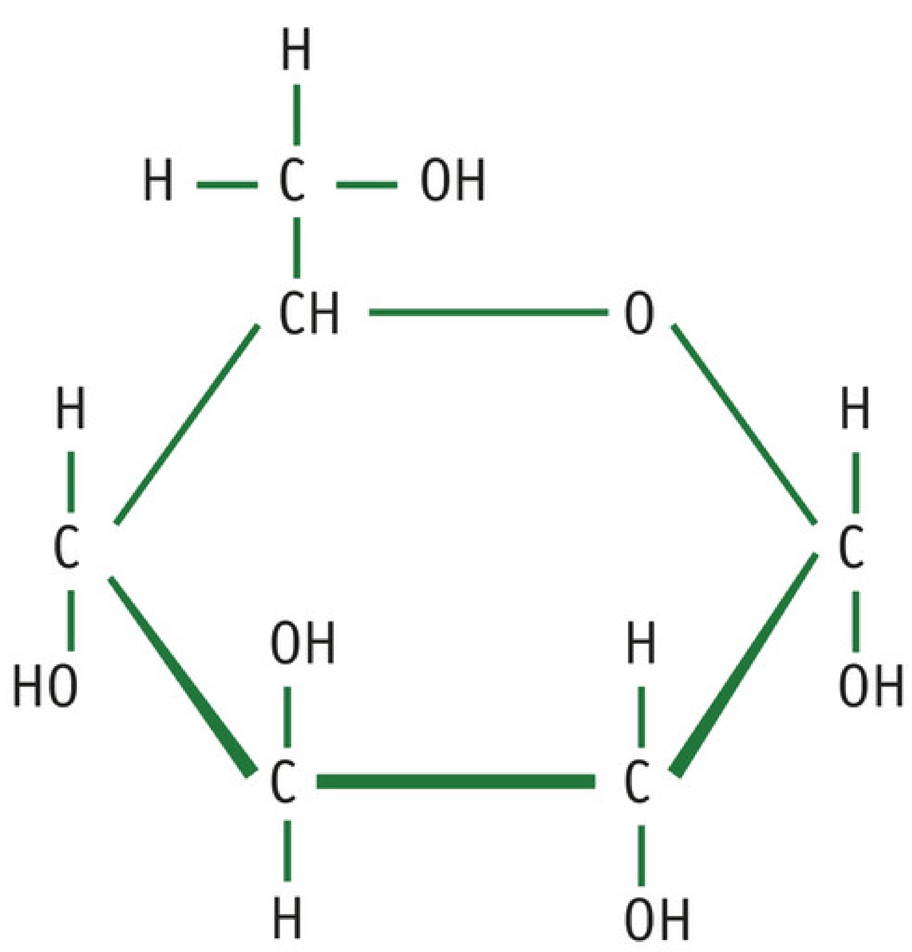
PRACTICUMOPDRACHT 1

ENERGIERIJKE ORGANISCHE STOFFEN

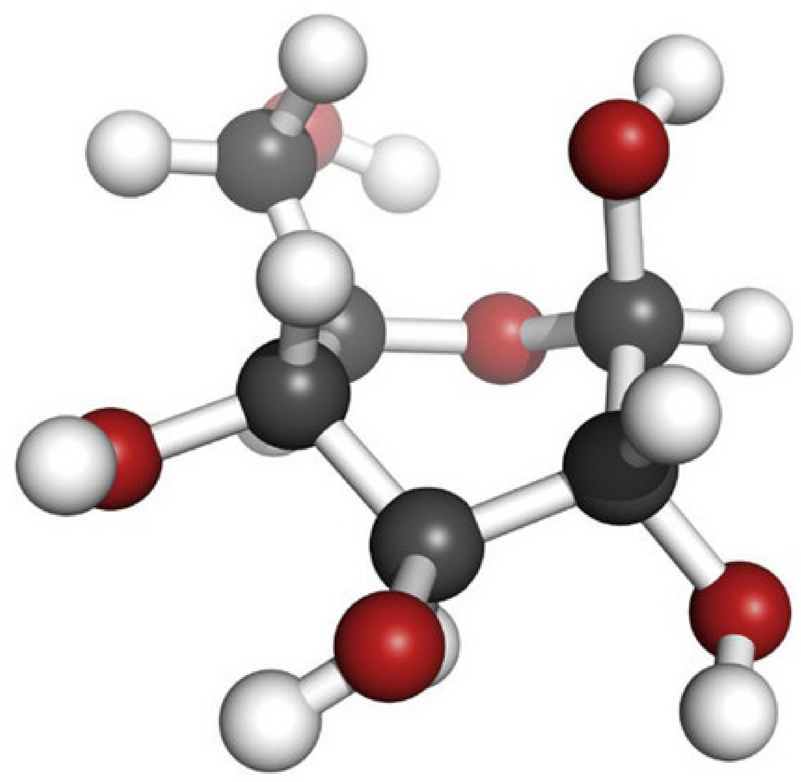
Cellen bestaan uit organische en anorganische stoffen. De moleculen van organische stoffen bevatten een of meer ketens van koolstofatomen. Deze koolstofketens kunnen enkele atomen lang zijn, maar kunnen ook duizenden koolstofatomen bevatten. Een organisch molecuul bevat naast het element koolstof (C) altijd het element waterstof (H) en meestal ook zuurstof (O). Om de bindingen tussen koolstof- en waterstofatomen tot stand te brengen, is energie nodig. Bij het verbreken van de C–H-bindingen komt de energie beschikbaar voor de cel. De energie die in de atoombindingen van energierijke stoffen is opgeslagen, wordt **chemische energie** genoemd. Anorganische stoffen bestaan uit kleine, eenvoudig gebouwde moleculen. Ze bevatten weinig energie.

De organische stof glucose is belangrijk voor de stofwisseling als brandstof en bouwstof. De molecuulformule van glucose is $C_6H_{12}O_6$. In afbeelding 1 zijn de structuurformule en een ruimtelijk model van glucose weergegeven.

Afb. 1 Glucose.

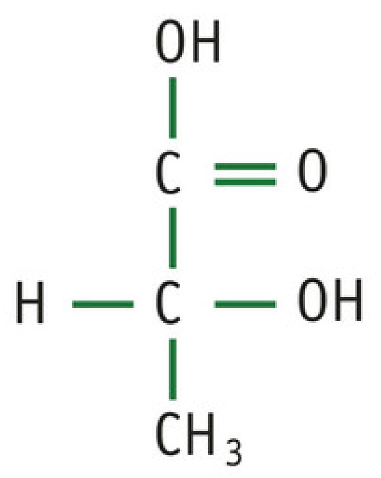


1 structuurformule



2 ruimtelijk model

Afb. 2 Een molecuul melkzuur met één dubbele binding.

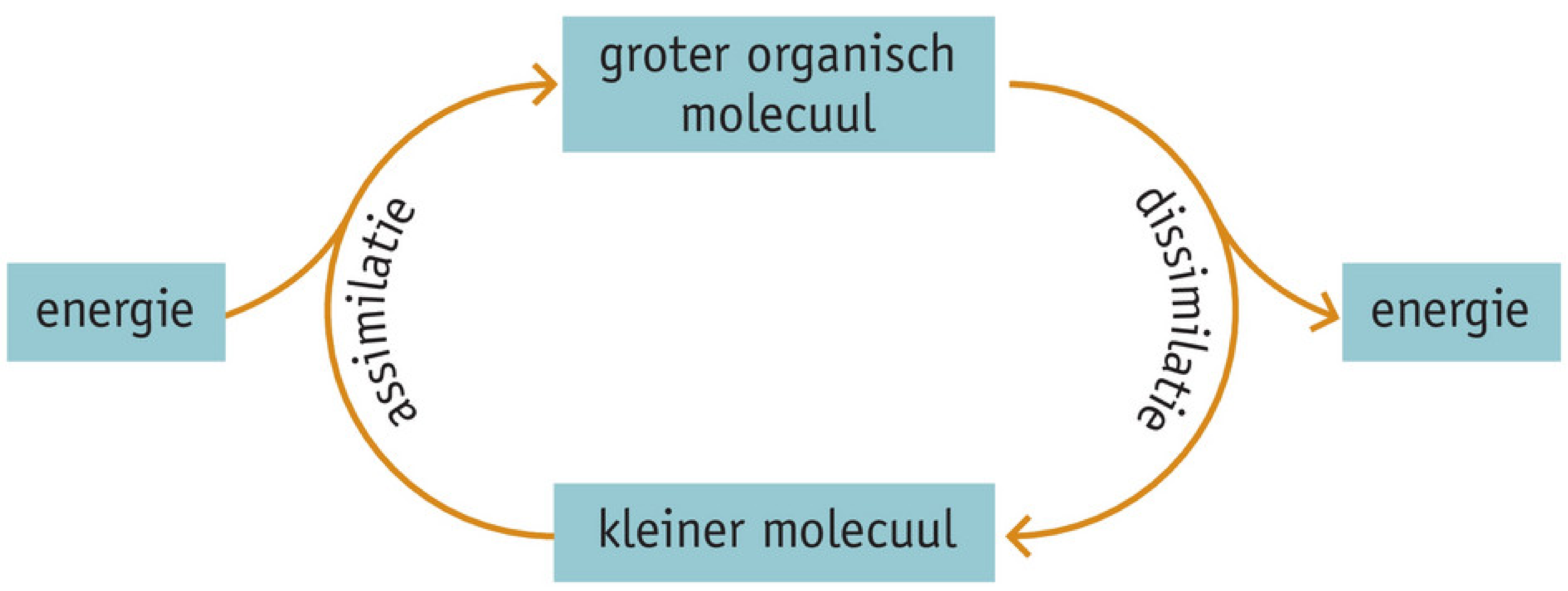


In een structuurformule is aangegeven welke atomen aan elkaar zijn gebonden. Wanneer twee atomen door twee bindingen aan elkaar zijn gebonden, spreken we van een dubbele binding. Een voorbeeld is de binding tussen C en O in melkzuur (zie afbeelding 2).

ASSIMILATIE EN DISSIMILATIE

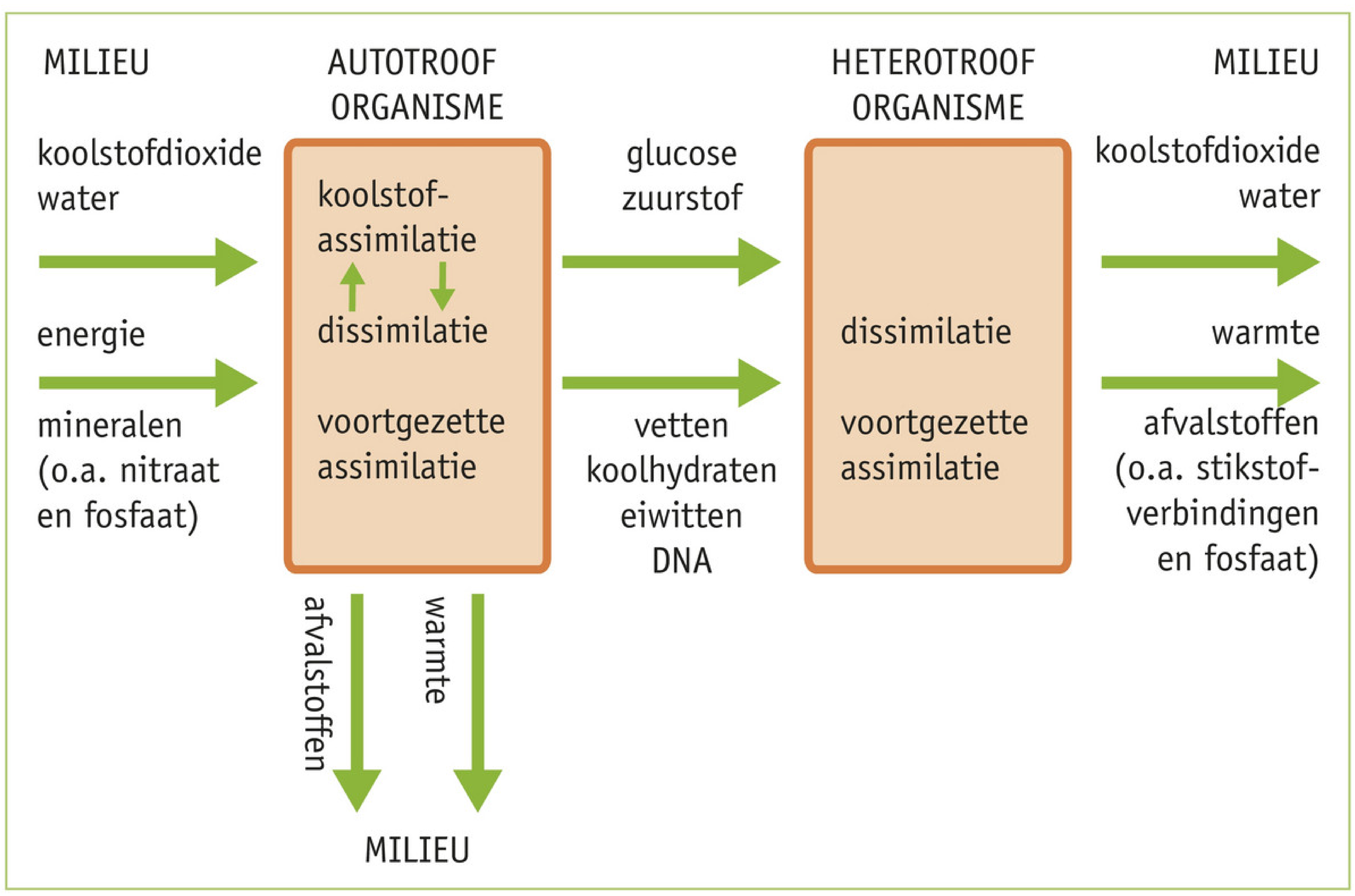
Stofwisselingsprocessen zijn in te delen in assimilatie- en dissimilatieprocessen. **Assimilatie** is de opbouw van organische moleculen uit kleinere moleculen. **Dissimilatie** is de afbraak van grote organische moleculen tot kleinere moleculen. Voor assimilatie is energie nodig, bij dissimilatie komt energie beschikbaar (zie afbeelding 3).

Afb. 3 Assimilatie en dissimilatie.



Alleen autotrofe organismen (zoals planten en cyanobacteriën) zijn in staat glucose te vormen uit koolstofdioxide en water. Dit heet **koolstofassimilatie**. De organische stof glucose is vervolgens de grondstof voor de vorming van andere koolhydraten, vetten, eiwitten en DNA. Dit is de **voortgezette assimilatie**. Bij voortgezette assimilatie ontstaan grote organische moleculen met energierijke bindingen. Door dissimilatie van organische moleculen komt energie beschikbaar voor celprocessen, zoals assimilatie of stoffentransport. Voortgezette assimilatie en dissimilatie vinden zowel in autotrofe als in heterotrofe organismen plaats (zie afbeelding 4).

Afb. 4 Stofwisseling in cellen.



opdrachten

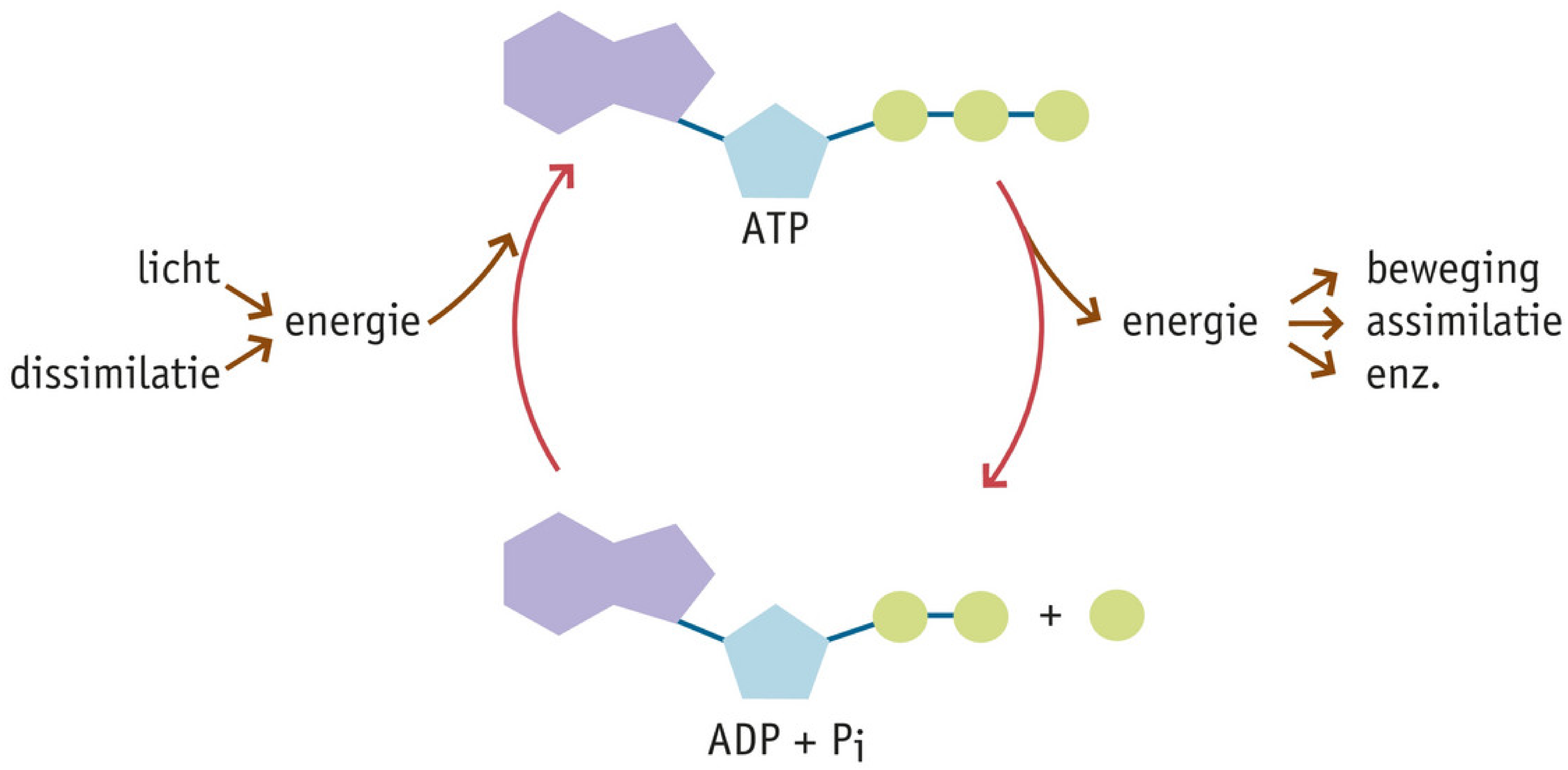
1 a Noteer drie verschillen tussen organische en anorganische stoffen.
b Wat is de functie van assimilatie? En van dissimilatie?
c Leg uit dat organismen die in staat zijn tot koolstofassimilatie, autotroof worden genoemd.

2 a Bij de energieomzettingen in een organisme wordt niet alle energie omgezet in chemische energie.
Welke vorm van energie ontstaat naast de chemische energie?
b Is dit altijd 'energieverlies'?

3 Wat gebeurt er met het gewicht van een individu waarbij in de cellen gemiddeld meer assimilatie plaatsvindt dan dissimilatie? Leg je antwoord uit.

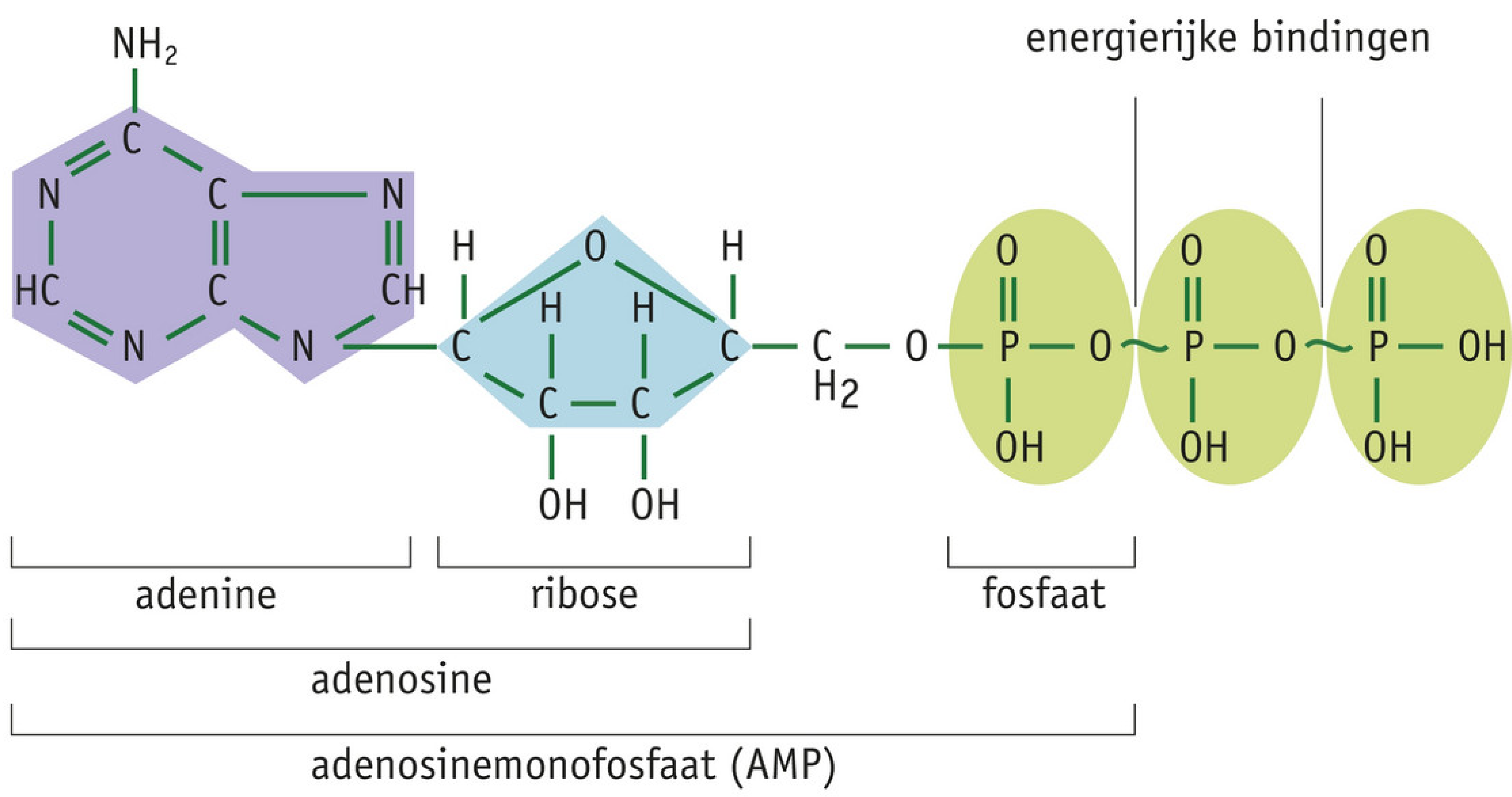
ENERGIEDRAGERS

Cellen delen, groeien en zorgen voor levensprocessen zoals beweging en transport en afscheiding van stoffen. Daarvoor hebben cellen energie nodig. Moleculen van de stof **ATP** (**adenosinetrifosfaat**) transporteren chemische energie naar plaatsen in de cel waar energie nodig is (zie afbeelding 5).



▶ **Afb. 5** Energietransport met behulp van ATP.

ATP bestaat uit adenosine (dat is opgebouwd uit adenine en ribose) en drie fosfaatgroepen (zie afbeelding 6). In de bindingen tussen de fosfaatgroepen is veel chemische energie vastgelegd. Wanneer de derde fosfaatgroep van ATP wordt afgesplitst, ontstaat **ADP** (**adenosinedifosfaat**) en komt bindingsenergie beschikbaar.



▶ **Afb. 6** Structuurformule van ATP.

De energie die hierbij beschikbaar komt, kan worden overgedragen aan stofwisselingsreacties en processen in de cel, bijvoorbeeld eiwitsynthese of actief transport over membranen. Bij afsplitsing van de tweede fosfaatgroep van ADP ontstaat AMP (adenosinemonofosfaat).
Andere energiedragers (of dragermoleculen) zijn de chemisch aan ATP verwante moleculen **NAD+** (nicotinamide-adenine-dinucleotide) en **NADP+** (nicotinamide-adenine-dinucleotide-fosfaat).

ATP wordt gevormd bij de fotosynthese in chloroplasten (bladgroenkorrels) en bij verbranding in mitochondriën. Daarbij worden lichtenergie en chemische energie uit glucose, die voor de cel onbruikbaar zijn, omgezet in de chemische energie van ATP. Door binding van een fosfaatgroep aan ADP ontstaat energierijk ATP. Deze reactie wordt **fosforylering** genoemd. In reactievergelijkingen wordt een vrije fosfaatgroep vaak weergegeven door P_i ('inorganic phosphate').

opdrachten

Gebruik de tabel met structuurformules van energiedragers (dragermoleculen) in je *Binas*.

4 **a** Van welke andere dragermoleculen is AMP een bestanddeel?
b Welke van deze moleculen zijn, naast ATP, ook energiedragers?
c Waarop kan de chemische en functionele verwantschap van de dragermoleculen duiden?
d Geef het reactieschema van de vorming van ATP.

5 Alihan zit in 5 vwo en verbruikt naar schatting 8800 kJ energie per dag.
a Zoek op hoeveel kilojoule energie een mol ATP in de cel maximaal oplevert bij omzetting in ADP + P_i.
b Een mol ATP weegt 507 g.
Bereken hoeveel kilogram ATP Alihan op een dag naar schatting omzet in ADP. Rond het antwoord af op een geheel getal.

6 **a** Welke energieomzettingen vinden achtereenvolgens plaats als zonne-energie wordt gebruikt voor de vorming van een eiwit in een plant? De zonne-energie wordt eerst omgezet in glucose.
b In welke organellen vinden deze energieomzettingen achtereenvolgens plaats?

CONTEXT Leefwereld

Tweede leven voor urine

▼ **Afb. 7** Festivalurine.



Als het aan het bedrijf GMB Watertechnologie ligt, krijgt de urine van festivalgangers voortaan een tweede leven. Uit de plas worden de anorganische stoffen fosfaat en stikstof teruggewonnen om er kunstmest van te maken. GMB heeft hiervoor SaNiPhos opgericht. Dit bedrijf in Zutphen kan vijfduizend kubieke meter urine per jaar verwerken. Dat is het equivalent van ongeveer dertien miljoen toiletbezoekjes. De urine wordt geleverd door de farmaceutische industrie, sportevenementen en muziekfestivals (zie afbeelding 7). De verwerking levert struviet op. Struviet is een rijke meststof bestaande uit ammonium, fosfaat en magnesium ($NH_4MgPO_4 \cdot 6H_2O$). Planten gebruiken de anorganische stoffen uit de mest bij de voortgezette assimilatie.

opdrachten

7 Stikstofhoudend ureum en fosfaat in urine worden gevormd bij de dissimilatie van eiwitten en dragermoleculen.

- **a** Welke (typen) dragermoleculen in cellen bevatten het element stikstof?
- **b** En welke dragermoleculen in cellen bevatten het element fosfor?
- **c** Een tekort aan het element fosfor komt bij mensen die gevarieerd eten niet voor. Leg dat uit.

8 De waterzuiveringsinstallaties van Waterschap De Dommel in Noord-Brabant halen jaarlijks 400 ton struviet en 8 miljoen m^3 biogas uit het afvalwater, afkomstig van 1,3 miljoen inwoners.

- **a** Van welk soort afval in het afvalwater is het biogas afkomstig?
- **b** De verbranding van biogas draagt niet bij aan het versterkte broeikaseffect. Leg dat uit.

9 Wat is het tweede leven voor urine?

Leerdoelen

- Je kunt de bouw en werking van enzymen beschrijven.
- Je kunt de invloed van milieufactoren op de enzymactiviteit beschrijven.

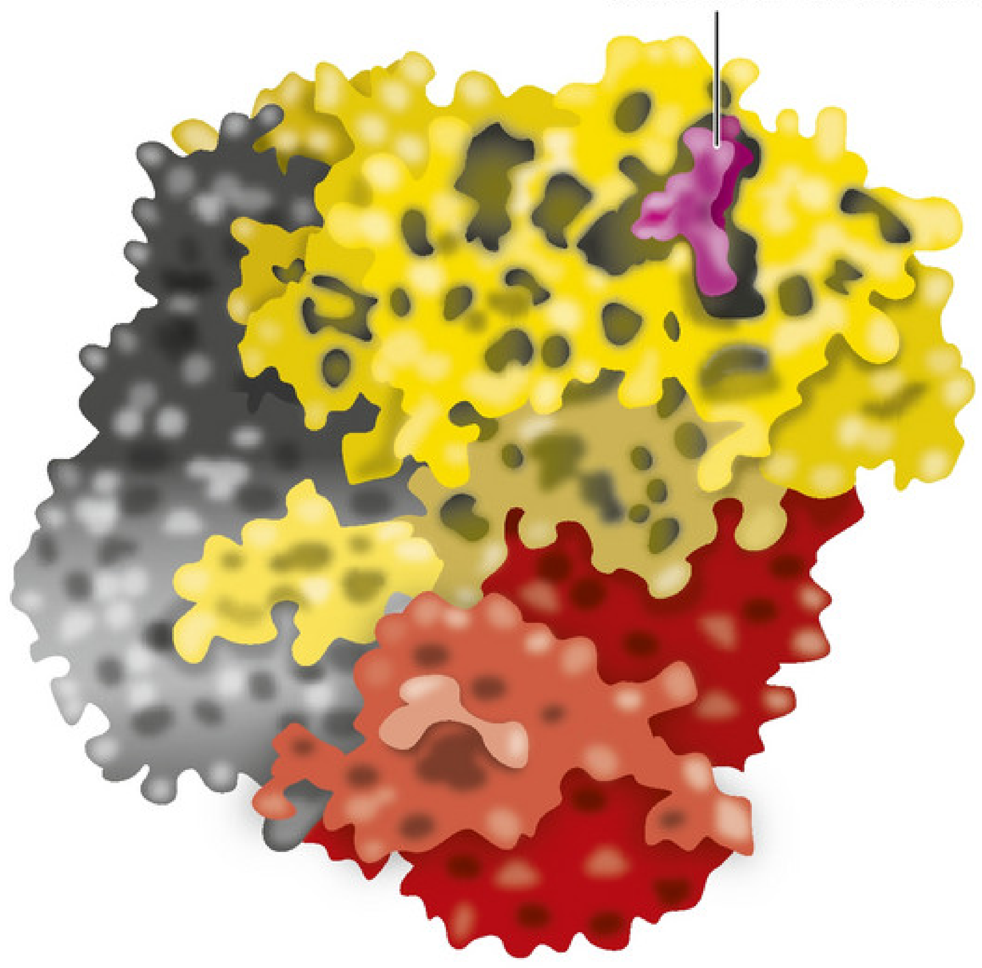
2 Enzymen

In cellen worden stoffen en energie omgezet. Elke omzetting vereist een eigen stukje gereedschap, een enzym, dat de omzetting vergemakkelijkt.

BOUW EN WERKING

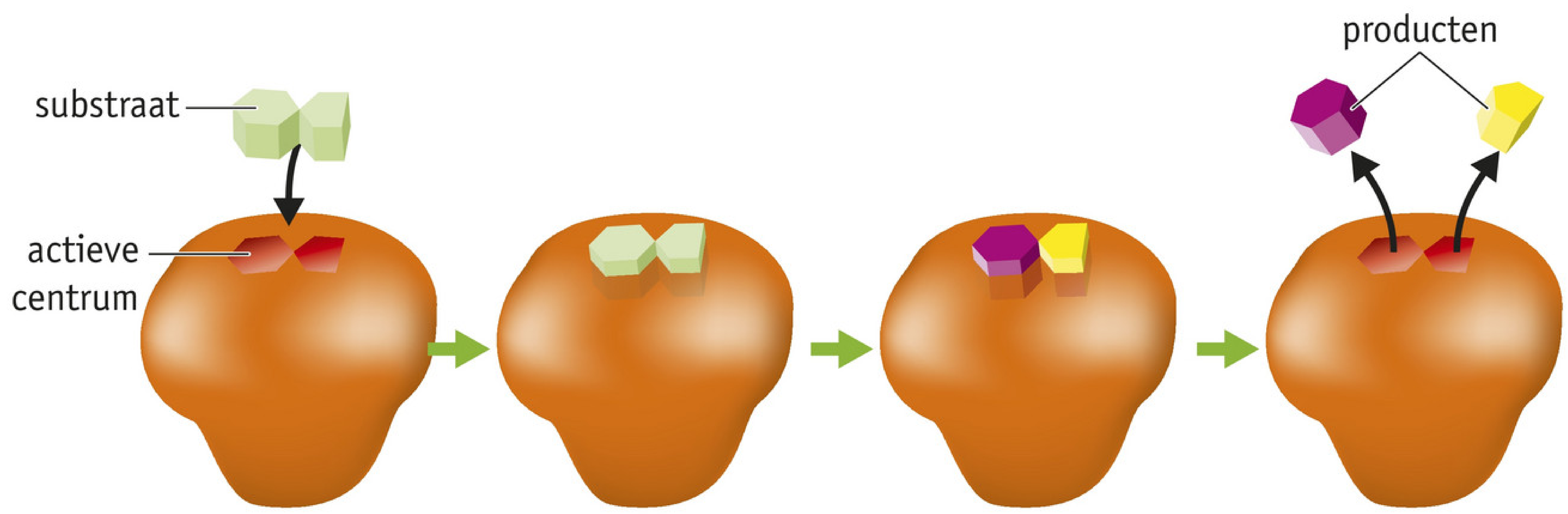
In cellen worden voortdurend stoffen opgebouwd en afgebroken. Deze omzettingen verlopen veelal niet vanzelf of slechts zeer traag. **Enzymen** zijn eiwitten die chemische omzettingsprocessen katalyseren (mogelijk maken of versnellen) zonder zelf te worden verbruikt. Met enzymen kan de cel de stofwisseling sturen. Een enzymmolecuul heeft een ruimtelijke vorm met veel knikken en lussen. Het deel van het molecuul waar de reactie plaatsvindt, heet het **actieve centrum**. Dit deel heeft een specifieke ruimtelijke structuur. De stof waarop een enzym inwerkt, noem je het **substraat**. Het substraatmolecuul past precies in het actieve centrum (zie afbeelding 8). Doordat het substraatmolecuul en het actieve centrum precies op elkaar passen, zijn enzymen **substraatspecifiek**: elk enzym kan slechts inwerken op één stof (of één groep van stoffen) en elke reactie vereist een eigen enzym. Zodra een substraatmolecuul aan het actieve centrum bindt, vindt de reactie plaats. De stof of de stoffen die bij een reactie ontstaan, noem je het **reactieproduct**.

▼ **Afb. 8** Enzymmolecuul met substraat.



Op het moment van binding van het substraat aan het enzym ontstaat heel even een enzym-substraatcomplex (E-S-complex). In het substraatmolecuul worden bindingen tussen atomen verbroken en komen bindingen tussen andere atomen tot stand. Het substraat wordt omgezet in het product (zie afbeelding 9). Na de reactie laat het ontstane molecuul (of de moleculen) los van het actieve centrum en kan een volgende reactie plaatsvinden. Het enzymmolecuul is na de reactie niet veranderd en kan zich weer binden aan een volgend substraatmolecuul. Eén enzymmolecuul maakt dus vele malen dezelfde reactie mogelijk. Daardoor zijn enzymen al in kleine hoeveelheden werkzaam. Eén molecuul van het enzym urease bijvoorbeeld kan bij kamertemperatuur per seconde tienduizend ureummoleculen omzetten.

▶ **Afb. 9** De werking van een enzym.



▼ **Afb. 10** Enzymatische evenwichtsreactie met ATP'ase.

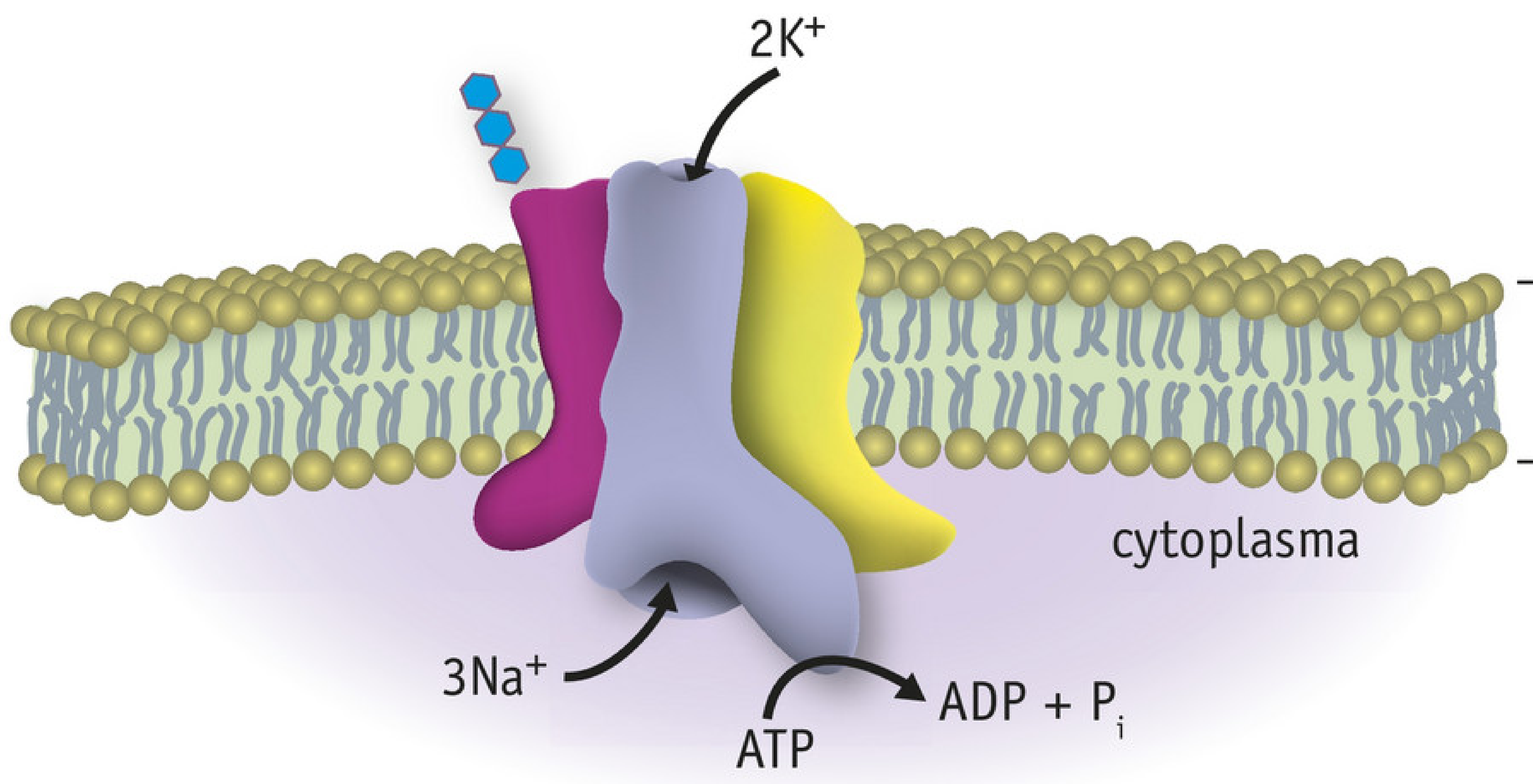
$$\text{ATP} + H_2O \xrightleftharpoons{\text{ATP'ase}} \text{ADP} + P_i$$

De naam van een enzym is vaak samengesteld uit de naam van het substraat en het achtervoegsel -ase. Het enzym ATP'ase bijvoorbeeld bewerkt het substraat ATP tot de reactieproducten ADP en fosfaat (zie afbeelding 10). Zoals veel enzymatische reacties kan deze reactie in twee richtingen verlopen. In de reactievergelijking wordt dit weergegeven met een dubbele pijl. De naam van het enzym wordt boven de pijl(en) gezet.

Veel enzymen hebben een speciaal ion of molecuul nodig om goed te kunnen werken. Als een enzym voor zijn werking een ander molecuul nodig heeft, wordt dit molecuul **cofactor** genoemd. Het eigenlijke enzymmolecuul wordt dan **apo-enzym** genoemd. Een cofactor kan een organische of een anorganische stof zijn. Als de cofactor een organische stof is, spreekt men meestal van **co-enzym**. Veel vitaminen en ATP zijn co-enzymen.

ATP'asen zijn transporteiwitten in de membranen van cellen of celorganellen (zie afbeelding 11). Ze transporteren actief ionen. Dit ionentransport kan alleen plaatsvinden met behulp van de energie uit de omzetting van ATP in ADP en fosfaat (P_i). Bij de werking van ATP'ase is ATP dus zowel substraat als co-enzym.
Als H^+-ionen via ATP'ase naar buiten stromen, komt juist energie beschikbaar. Deze energie wordt gebruikt voor de synthese van ATP uit ADP + P_i (fosforylering). In deze functie wordt ATP'ase ook wel ATP-synthase genoemd.

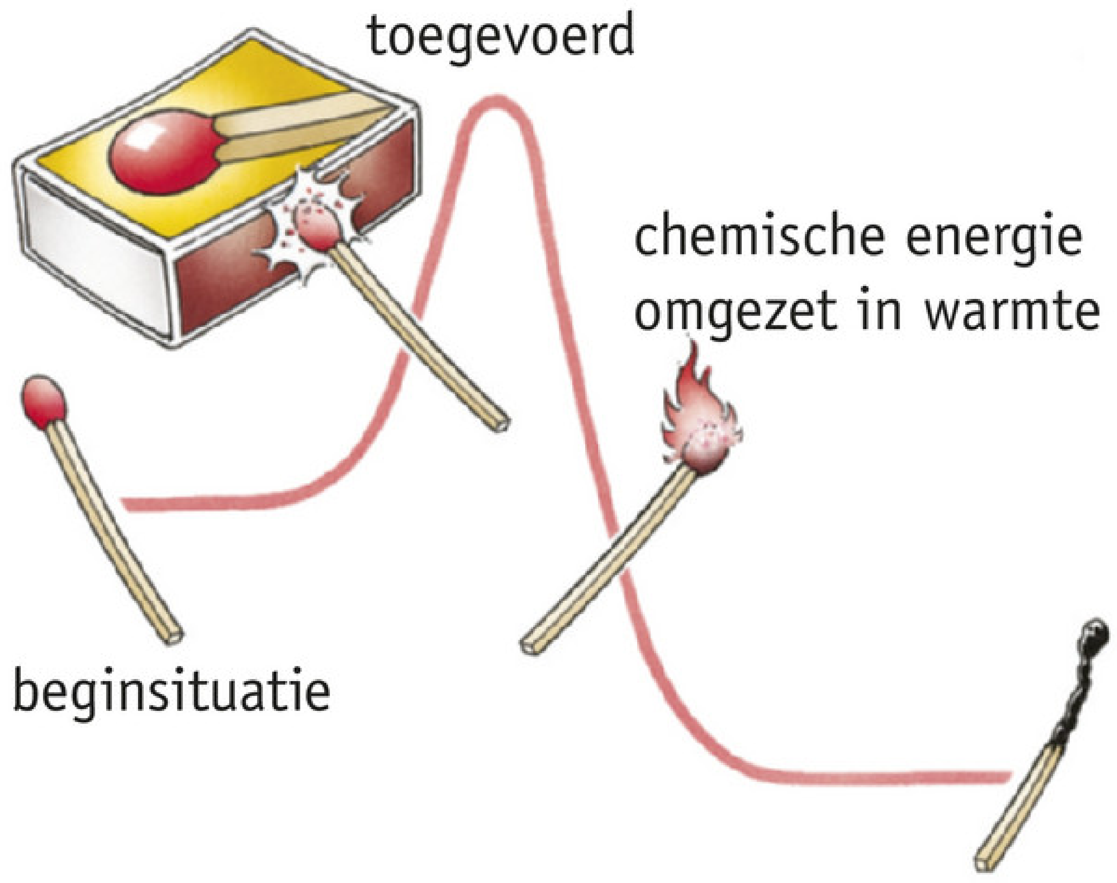
▶ **Afb. 11** Een ATP'ase transporteert natrium- en kaliumionen.



ACTIVERINGSENERGIE

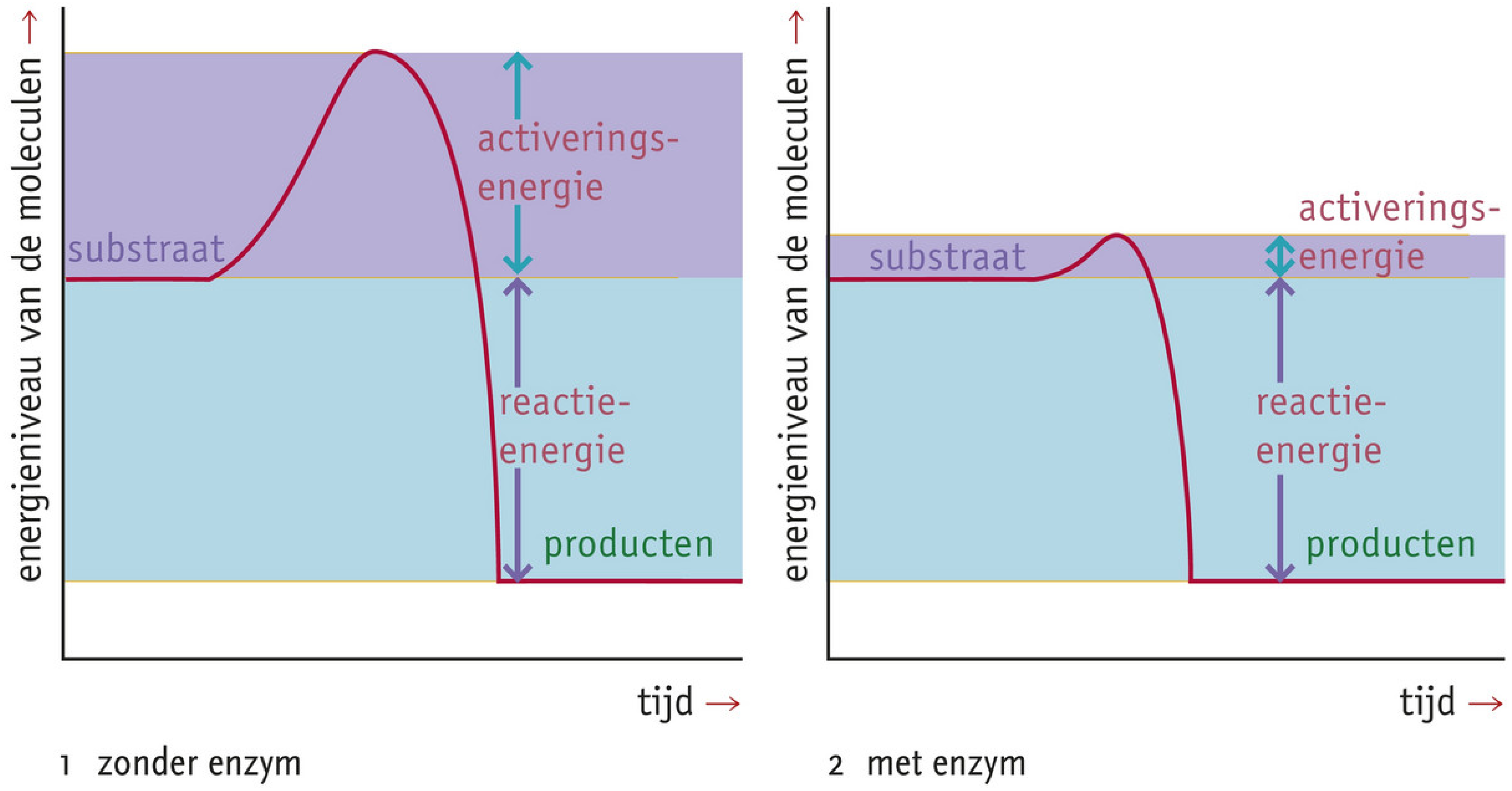
Bij de botsingen tussen moleculen kunnen bindingen tussen atomen worden verbroken en nieuwe worden gevormd. Er vindt dan een chemische reactie plaats. De minimale hoeveelheid energie die nodig is om een reactie op gang te brengen, noem je de **energiedrempel**. Bij een lage temperatuur bewegen moleculen traag. Bij de botsingen komt dan meestal niet genoeg energie vrij om een reactie op gang te brengen.
Een voorbeeld: om de verbrandingsreactie van een luciferkop op gang te brengen, moet de energiedrempel worden overschreden. Door de luciferkop stevig langs de ruwe strip van het doosje te strijken, ontstaat warmte. Hierdoor gaan de moleculen sneller bewegen. De botsingen worden krachtiger. Als de energiedrempel wordt overschreden, komt de luciferkop tot ontbranding (zie afbeelding 12).
De energie die moet worden toegevoerd om de reactie op gang te brengen, is de **activeringsenergie**. De energie die bij de reactie vrijkomt, is de **reactie-energie**. Bij de luciferkop is de reactie-energie voldoende om de verbrandingsreactie te laten voortduren.
Bij veel stofwisselingsprocessen is de energiedrempel vrij hoog. De temperatuur in de cel is te laag om voldoende activeringsenergie te leveren (zie afbeelding 13.1). Door inwerking van een enzym op een substraat wordt de energiedrempel verlaagd, zodat er minder activeringsenergie nodig is (zie afbeelding 13.2). De reactie kan dan bij de heersende temperatuur in cellen plaatsvinden. In afbeelding 13 bevatten de reactieproducten minder (chemische) energie dan het substraat. Bij de reactie komt dus energie vrij. De werking van het enzym is niet van invloed op de hoeveelheid vrijkomende reactie-energie.

▼ **Afb. 12** Activeringsenergie en reactie-energie.



▶▶ PRACTICUMOPDRACHT 2

▶ **Afb. 13** Een enzym verlaagt de activeringsenergie.



opdrachten

10 a Een enzym is substraatspecifiek. In dit verband geldt het sleutel-slotprincipe.
Wat wordt hiermee bedoeld?

b Waarop berust de katalytische werking van een enzym?

c Leg uit waardoor in een cel een kleine hoeveelheid van een bepaald enzym voldoet.

11 Bij het actief transport van ionen heeft ATP'ase de energie nodig die beschikbaar komt bij de dissimilatie van het substraat ATP.

a Welke rol heeft ATP in de samenwerking met ATP'ase?

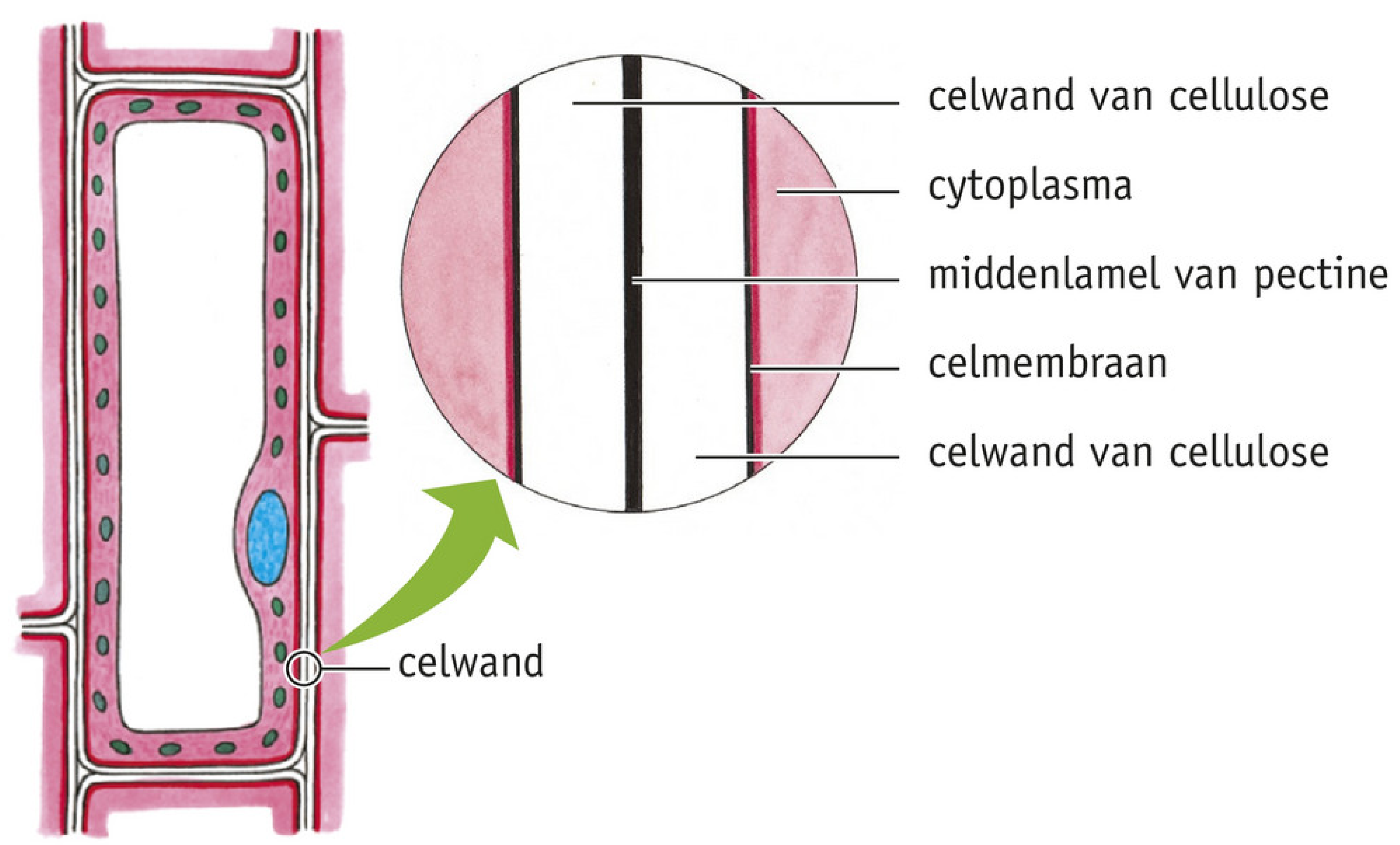
b Welke rol heeft ATP'ase in de samenwerking met ATP?

c Leg uit dat ATP-synthase de potentiële energie van waterstofionen omzet in de chemische energie van ATP.

12 Een onderzoeker doet in een reageerbuis een sacharoseoplossing (suikerwater) en een sacharaseoplossing. Na enige tijd onderzoekt hij welke stoffen zich in de reageerbuis bevinden.
Welk eiwit treft hij aan?

13 Bij de productie van vruchtensappen worden de enzymen pectinase en cellulase gebruikt.
Wat is de functie van deze enzymen bij de productie van vruchtensap (zie afbeelding 14)?

▶ **Afb. 14** Plantaardige cel met celwand.



14 Enzymen worden ook wel biokatalysatoren genoemd.

a Leg dat uit.

b Door tekorten aan vitaminen in het voedsel kunnen gebreksziekten ontstaan.
Leg uit dat gebreksziekten ontstaan door stoornissen in de stofwisseling in de cellen.

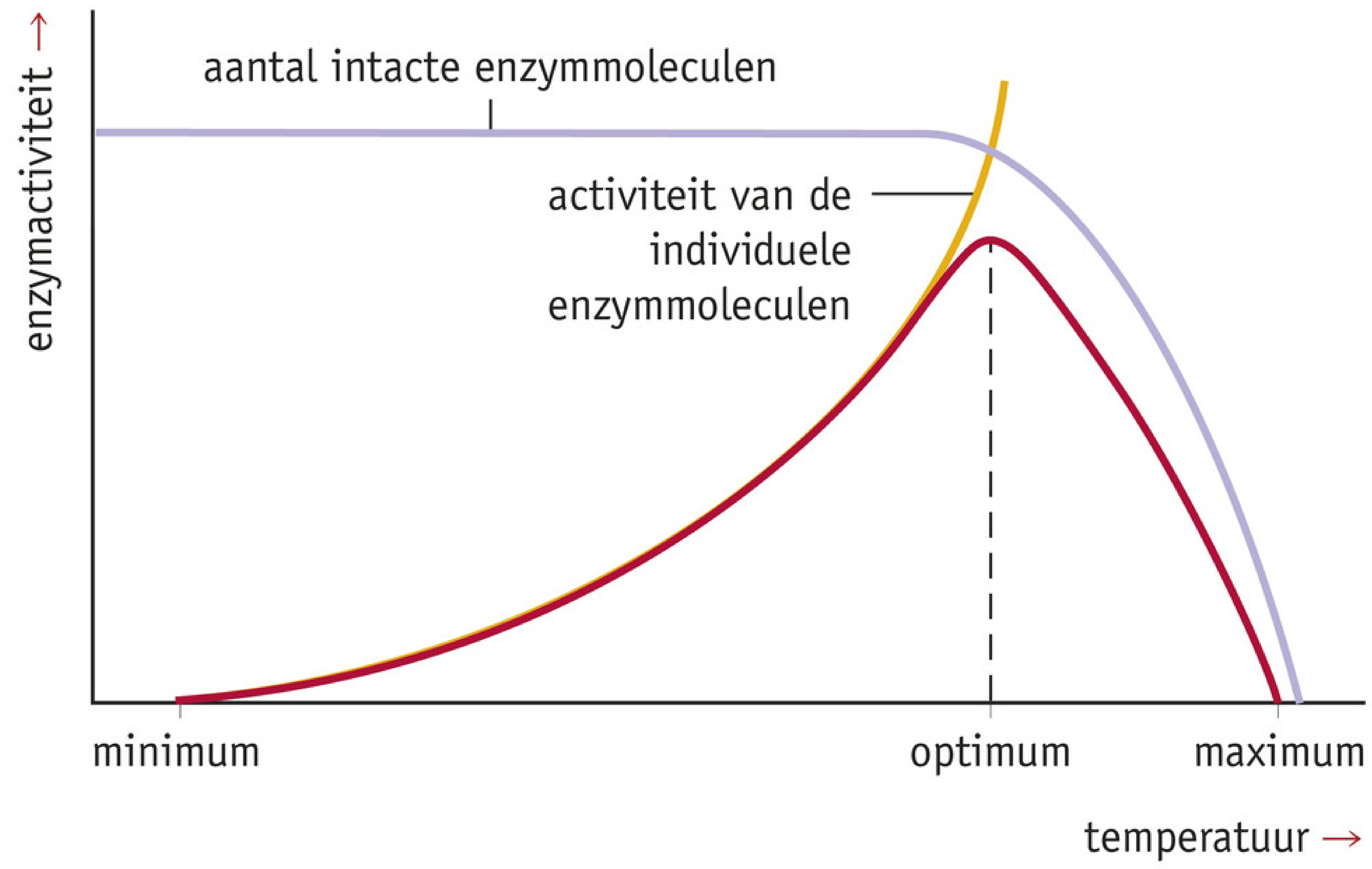
ENZYMACTIVITEIT

De mate waarin een enzym een reactie versnelt, is de **enzymactiviteit**. De enzymactiviteit kan worden bepaald door te meten hoeveel substraat per tijdseenheid wordt omgezet. De enzymactiviteit wordt beïnvloed door de temperatuur, de zuurgraad, de concentratie van de deelnemende stoffen en door bindingen van enzymen met stoffen die de activiteit kunnen verhogen of remmen.

INVLOED VAN DE TEMPERATUUR

In afbeelding 15 is het verband tussen de temperatuur en de enzymactiviteit weergegeven. Onder de minimumtemperatuur is er geen enzymactiviteit, doordat de beweging van de moleculen te traag is voor de vorming van enzym-substraatcomplexen (E-S-complexen).
Bij stijging van de temperatuur neemt de enzymactiviteit aanvankelijk toe, doordat bindingen tussen enzymmoleculen en substraatmoleculen gemakkelijker tot stand komen. Bij verdere verhoging van de temperatuur neemt het aantal intacte enzymmoleculen af. De moleculen bewegen zó heftig dat de ruimtelijke structuur van de enzymmoleculen verandert. Daardoor past het substraat niet meer in het actieve centrum. Boven de maximumtemperatuur hebben alle enzymmoleculen hun specifieke ruimtelijke structuur verloren. Dit proces heet **denaturatie** en is irreversibel (onomkeerbaar): de enzymmoleculen kunnen na afkoeling niet meer hun oorspronkelijke vorm aannemen. Bij warmbloedige dieren verliezen de meeste enzymen boven 40 °C hun werkzaamheid.
Het verband tussen de temperatuur en de enzymactiviteit is een optimumkromme. De temperatuur waarop het enzym actief wordt, is het minimum. Het optimum is de temperatuur waarbij de enzymactiviteit het grootst is. Het maximum is de temperatuur waarbij geen enzymactiviteit meer meetbaar is.

Afb. 15 Het verband tussen de temperatuur en de enzymactiviteit.



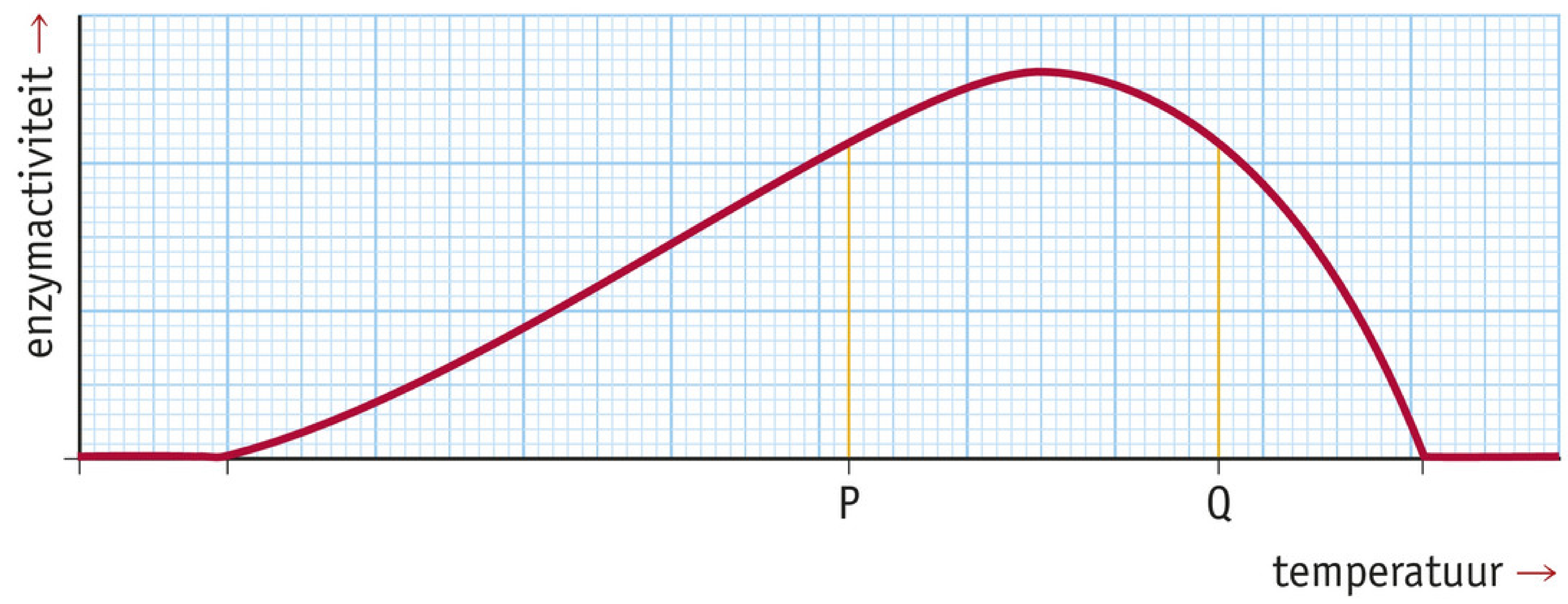
opdrachten

15 In afbeelding 16 is de optimumkromme van een bepaald enzym voor de temperatuur weergegeven.

a Bij temperatuur P wordt per tijdseenheid evenveel reactieproduct gevormd als bij temperatuur Q.
Bij welke van deze temperaturen zet een intact enzymmolecuul per minuut de grootste hoeveelheid substraat om? Leg je antwoord uit.

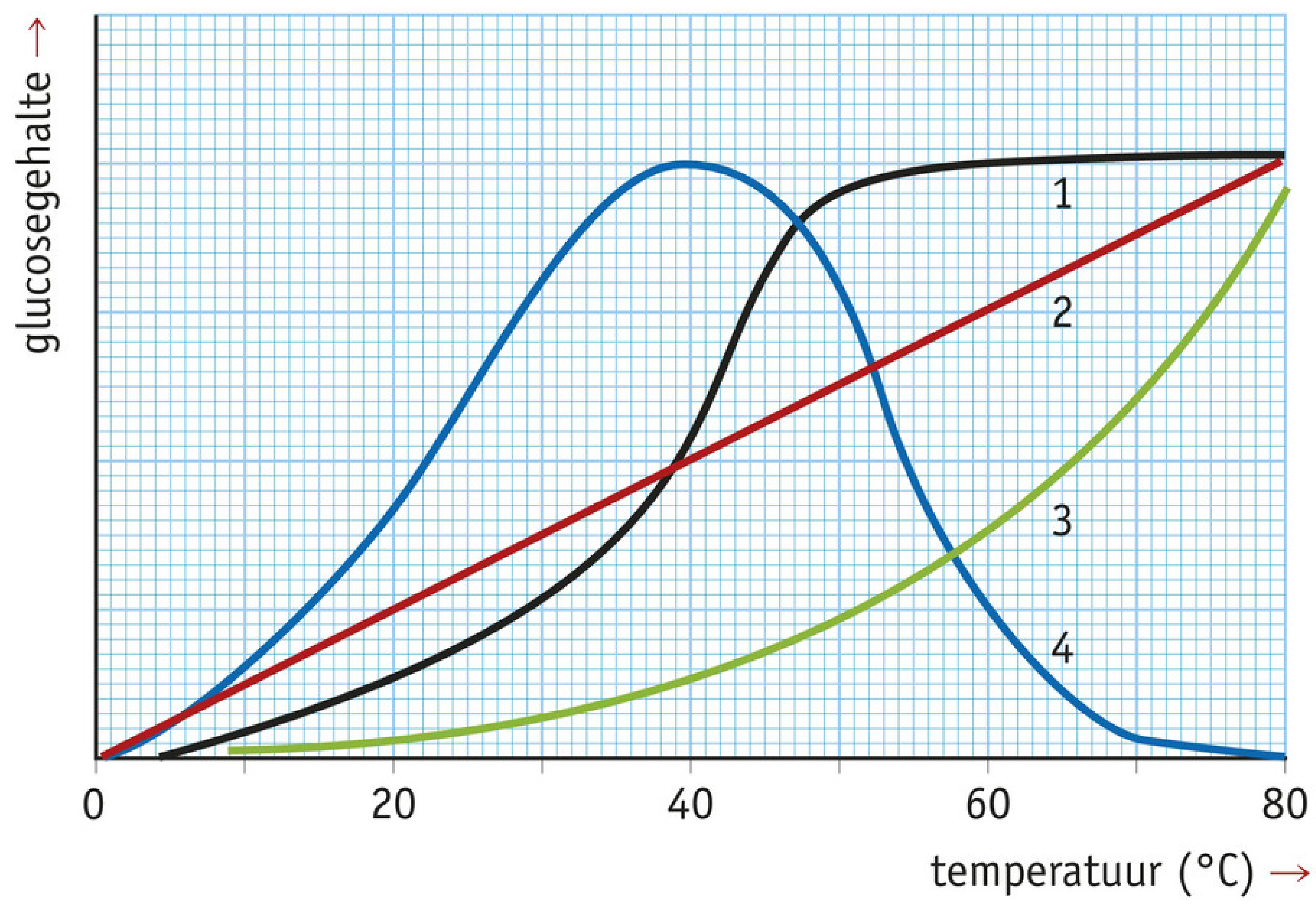
b Iemand wil een hoeveelheid van dit enzym bewaren. Ze beschikt over een ruimte met temperatuur P, een ruimte met temperatuur Q en een ruimte met de voor dit enzym optimale temperatuur.
In welke van deze drie ruimten kan ze het enzym het best bewaren om zo veel mogelijk intacte enzymmoleculen over te houden? Leg je antwoord uit.

Afb. 16 De enzymactiviteit uitgezet tegen de temperatuur.

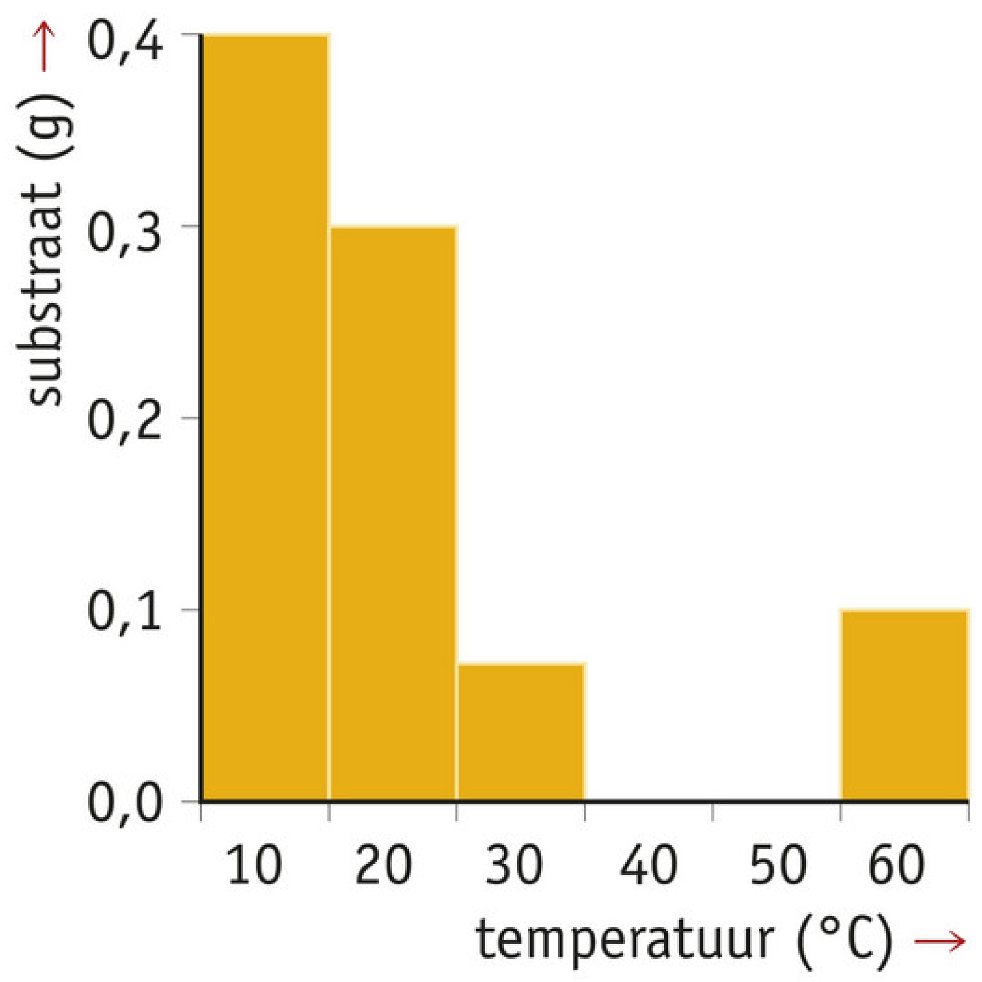


16 Aan een reageerbuis gevuld met een maltoseoplossing van 0 °C wordt maltase toegevoegd dat afkomstig is van een zoogdier. Onder invloed van maltase wordt maltose omgezet in glucose. De inhoud van de reageerbuis wordt al roerend langzaam verwarmd tot 80 °C.
Welke grafiek in afbeelding 17 op de volgende bladzijde kan aangeven hoe het glucosegehalte in de buis verandert? Leg je antwoord uit.

Afb. 17 Gluscosegehalte.



▼ **Afb. 18** Hoeveelheid substraat.



17 Enzym E zet substraat S om in product P. Een oplossing van enzym E wordt in gelijke hoeveelheden over zes reageerbuizen verdeeld. Elke buis wordt daarna op een bepaalde temperatuur gebracht en gehouden, waarna aan elke buis 0,4 g substraat S wordt toegevoegd. Een halfuur later wordt gemeten hoeveel substraat er nog in elk van de buizen over is (zie afbeelding 18).
Uit het diagram kan niet worden afgeleid of de hoeveelheid substraat die door een bepaalde hoeveelheid van het enzym E per minuut wordt omgezet bij 40 °C even groot is als bij 50 °C.
Op welke manier kan dit wel worden onderzocht?

18 Biologische wasmiddelen bevatten enzymen.
- **a** Leg uit waarom bij het gebruik van deze wasmiddelen de temperatuur niet te hoog mag zijn.
- **b** Waardoor kan een kikker 's winters buiten niet actief zijn en een merel wel?
- **c** Waarom is koorts boven 40 °C zo gevaarlijk voor mensen?

19 In afbeelding 19 zie je een onderzoek naar de werking van katalase bij verschillende temperaturen.
- **a** Welke conclusie kun je trekken uit dit onderzoek?
- **b** Is het onderzoek voldoende betrouwbaar om deze conclusie te trekken? Leg je antwoord uit.
- **c** Hoe kunnen meetresultaten betrouwbaarder worden gemaakt?
- **d** Welke aanpassing kun je doen om dit onderzoek (meer) valide te maken?

▼ **Afb. 19**

ONDERZOEK	DE INVLOED VAN DE TEMPERATUUR OP DE WERKING VAN KATALASE
Inleiding	Katalase is een enzym dat waterstofperoxide omzet in water en zuurstofgas. Het komt voor in alle levende dierlijke en plantaardige cellen.
Onderzoeksvraag	Wat is de invloed van de temperatuur op de werking van katalase?
Hypothese	Katalase werkt het best bij lichaamstemperatuur (37 °C).
Experiment	– Zes reageerbuizen worden genummerd van 1 tot en met 6. In buis 1 tot en met 3 worden drie stukjes aardappel gedaan. In buis 4 tot en met 6 wordt 5 mL waterstofperoxideoplossing gedaan. – Buis 1 en 4 worden in het bekerglas met smeltende ijsblokjes gezet, buis 2 en 5 in een waterbad van 37 °C en buis 3 en 6 in een waterbad van 70 °C. Alle buizen blijven vijf minuten staan. – Na vijf minuten wordt het waterstofperoxide bij de stukjes aardappel gegoten. Daarna blijven de buizen weer vijf minuten staan bij de verschillende temperaturen. – De hoogte van het gevormde schuim in de reageerbuizen wordt gemeten.
Resultaat	In buis 2 ontstaat het meeste schuim.
Conclusie	

INVLOED VAN DE PH

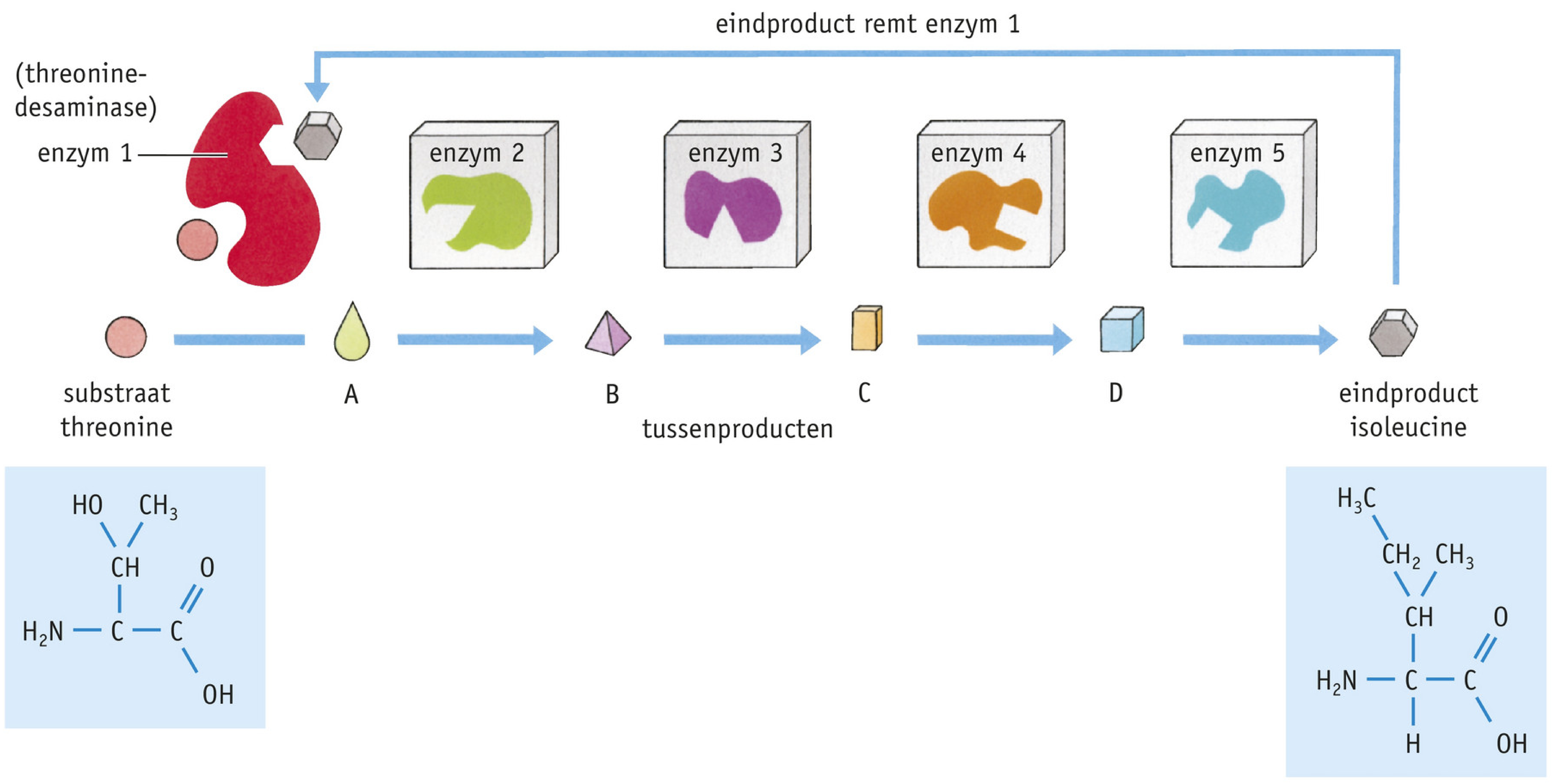
Een oplossing die veel H^+-ionen bevat, is zuur. De **pH** (zuurgraad) is dan lager dan 7. Een oplossing die heel weinig H^+-ionen bevat, is basisch. De pH is dan hoger dan 7. De activiteit van een enzym is afhankelijk van de pH van de oplossing waarin de omzetting plaatsvindt. De ruimtelijke structuur van een enzymmolecuul blijft intact bij een bepaalde zuurgraad: het optimum. Verhoging of verlaging van de pH heeft tot gevolg dat bij steeds meer enzymmoleculen het actieve centrum verandert, waardoor het enzym zijn werking verliest. Deze verandering is reversibel (omkeerbaar): bij de optimale pH krijgt het enzym de passende structuur weer terug.

▸▸ PRACTICUMOPDRACHT 3

REGULERING VAN DE STOFWISSELING

Het functioneren van enzymen kan worden beïnvloed door stoffen waarvan de moleculen bindingen aangaan met de enzymmoleculen. Door deze bindingen veranderen de ruimtelijke structuur en de chemische eigenschappen van de enzymmoleculen. Het gevolg hiervan kan zijn dat de enzymactiviteit wordt verhoogd of verlaagd. Bij verhoging van de enzymactiviteit wordt de stof een **activator** genoemd. Sommige hormonen en geneesmiddelen werken als activator. E-S-complexen worden sneller gevormd. Stoffen die de enzymactiviteit verlagen, worden **remstoffen** genoemd. Zware metalen als lood en cadmium zijn giftig door hun werking als remstof. Er wordt geen E-S-complex meer gevormd.
Enzymatische reacties maken meestal deel uit van **reactieketens**. Een reactieketen is een reeks van opeenvolgende stofwisselingsreacties die leidt tot een eindproduct. Het eindproduct kan functioneren als remstof op een enzym in de reactieketen. Als voorbeeld is in afbeelding 20 weergegeven hoe in cellen het aminozuur threonine kan worden omgezet in het aminozuur isoleucine.
Deze omzetting vindt plaats via een keten van reacties, waarbij vijf enzymen zijn betrokken. Enzym 1 zet threonine om in tussenproduct A. De activiteit van enzym 1 wordt geremd door het eindproduct van de reactieketen (isoleucine). Hierdoor ontstaat een evenwicht tussen de concentraties threonine en isoleucine in een cel.

Afb. 20 Reactieketen bij de vorming van isoleucine.



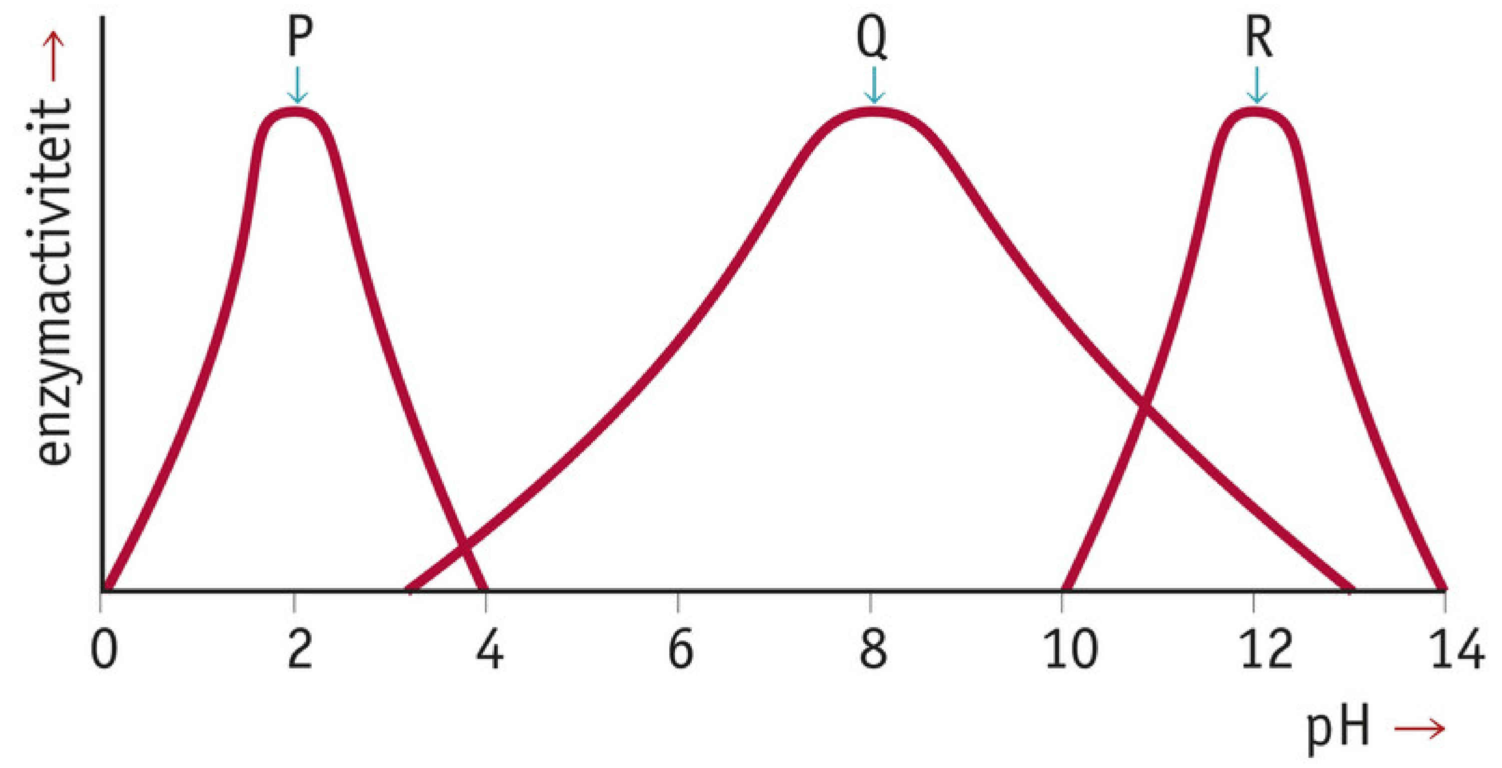
opdrachten

20 In afbeelding 21 is het verband tussen de pH en de enzymactiviteit van drie verschillende enzymen weergegeven.

a Wat is de maximum-pH van enzym Q?

b De zuurgraad van de omgeving daalt tot pH 5 en stijgt daarna weer tot pH 2. Is enzym P dan nog werkzaam? Leg je antwoord uit.

▶ **Afb. 21** Het verband tussen de pH en de activiteit van enzym P, Q en R.



21 a Waarop berust de werking van remstoffen bij een enzym?
b Is er bij de vorming van isoleucine sprake van positieve of negatieve terugkoppeling? Licht je antwoord toe (zie afbeelding 20).
c Wat is het gevolg voor de threonineconcentratie in een cel als op een bepaald moment alle isoleucine uit deze cel wordt verwijderd?
d Kan er bij positieve terugkoppeling sprake zijn van een evenwichtsreactie? Leg je antwoord uit.

CONTEXT Leefwereld

Helende honing

▼ **Afb. 22** Gezichtsmasker met honing.



Honing is het ingedikte mengsel van plantennectar en verteringssappen van de honingbij. Honing stimuleert het immuunsysteem en is werkzaam tegen infecties bij brandwonden. Sommige mensen gebruiken het als gezichtsmasker (zie afbeelding 22).
Honing heeft een remmend effect op de groei van wel zestig soorten bacteriën. Honing van de manukaboom (*Leptospermum scoparium*) blijkt zelfs remmend te werken op methicillineresistente *Staphilococcus aureus* (de bekende, gevaarlijke MRSA-bacterie). De antibacteriële eigenschappen van honing worden toegeschreven aan de hoge osmolariteit, de lage pH en vooral het gehalte aan waterstofperoxide. Dit wordt bepaald door de verhouding tussen het enzym glucoseoxidase, dat de bij uitscheidt, en katalase, afkomstig van plantenstuifmeel. Glucoseoxidase zet glucose om in gluconzuur en waterstofperoxide. Het gluconzuur creëert een zuur milieu en het waterstofperoxide werkt desinfecterend, waardoor de honing en ook de bijenkast bacterie- en schimmelvrij blijven.

opdrachten

22 a Waarop berust de hoge osmolariteit van honing?
b Verklaar de antibacteriële werking van de hoge osmolariteit van de honing.
c Verklaar de brede werking van medicinale honing tegen verschillende bacteriesoorten.

23 Verhitting en katalase gaan de peroxide-activiteit van honing tegen.
a Leg dat uit.
b Waardoor is de werking van natuurlijke honing onvoorspelbaar?

Leerdoel
– Je kunt de fotosynthese en de chemosynthese beschrijven.

3 Koolstofassimilatie

Planten hebben een soort zonnepaneeltjes om zonne-energie vast te leggen in suikermoleculen. Behalve suikers maken planten allerlei stoffen die voor ons als voedsel kunnen dienen. Wij lopen dus eigenlijk op zonne-energie.

FOTOSYNTHESE

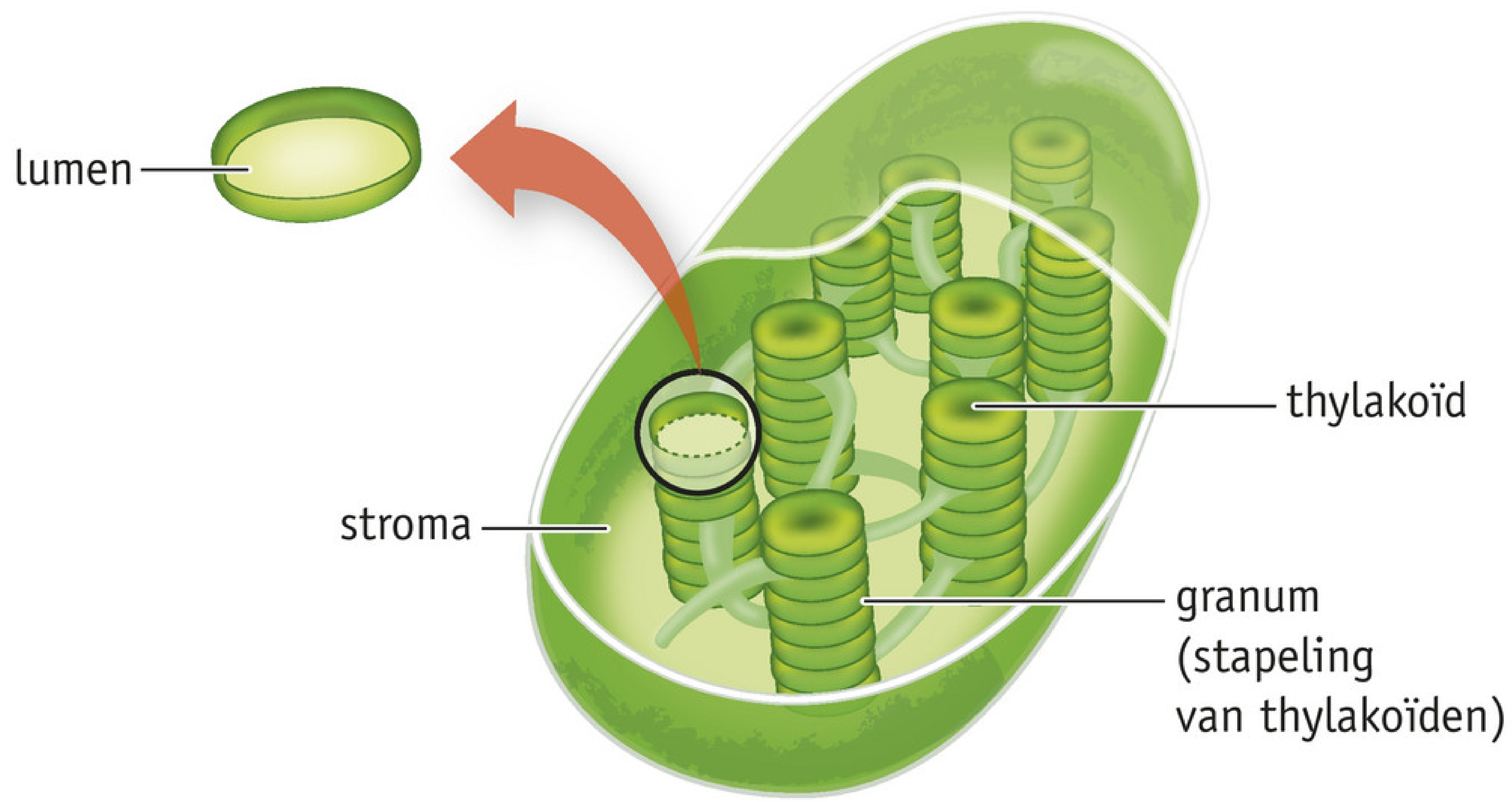
Met behulp van de energie uit licht kunnen planten glucose maken. **Fotosynthese** is een voorbeeld van koolstofassimilatie: koolstofdioxide en water worden omgezet in glucose en zuurstof. De reactievergelijking voor de fotosynthese is:

$$6\ CO_2 + 6\ H_2O \rightarrow C_6H_{12}O_6 + 6\ O_2$$

Planten, algen en cyanobacteriën bevatten het pigment **chlorofyl** (bladgroen). Chlorofyl kan energie uit licht absorberen. Bij planten bevindt het chlorofyl zich in membranen in de **chloroplasten** (bladgroenkorrels). Deze membranen liggen gerangschikt als stapels munten: de **thylakoïden** (zie afbeelding 23). Het binnenste van een thylakoïd heet het lumen. Rondom de thylakoïden bevindt zich het stroma (een dikke vloeistof).

PRACTICUMOPDRACHT 4

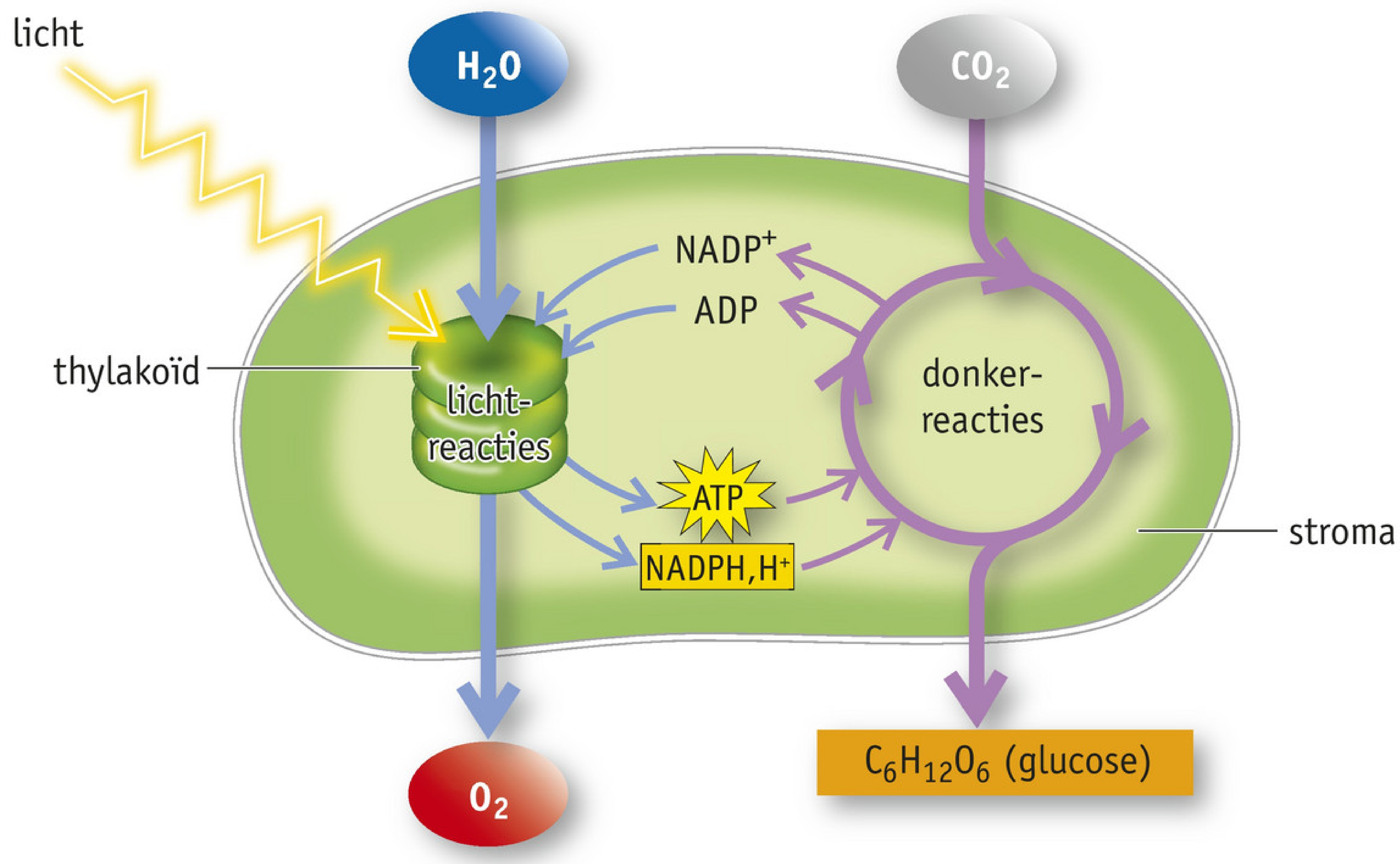
Afb. 23 Een chloroplast met thylakoïden.



TWEE REACTIEKETENS

Bij de fotosynthese wordt stralingsenergie omgezet in de chemische energie van glucose. De fotosynthese bestaat uit twee samenhangende reactieketens (zie afbeelding 24). De fotosynthese begint met de reactieketen waarvoor licht nodig is: de **lichtreacties**. Deze vinden plaats op de membranen van de thylakoïden. Bij de andere reactieketen, de **donkerreacties**, is geen licht nodig. De donkerreacties vinden plaats in het stroma van de chloroplast.
In de lichtreacties wordt de energie van het geabsorbeerde licht gebruikt voor de splitsing van water (H_2O) in zuurstof en waterstofionen en het energierijk maken van elektronen. De energierijke elektronen en de waterstofionen worden naar de donkerreacties getransporteerd door de transportmoleculen ATP en NADPH,H^+. In de donkerreacties worden de energie en de waterstofionen gebruikt bij de vorming van glucose. Koolstofdioxide fungeert daarbij als koolstofbron. De donkerreacties vinden direct aansluitend op de lichtreacties plaats.

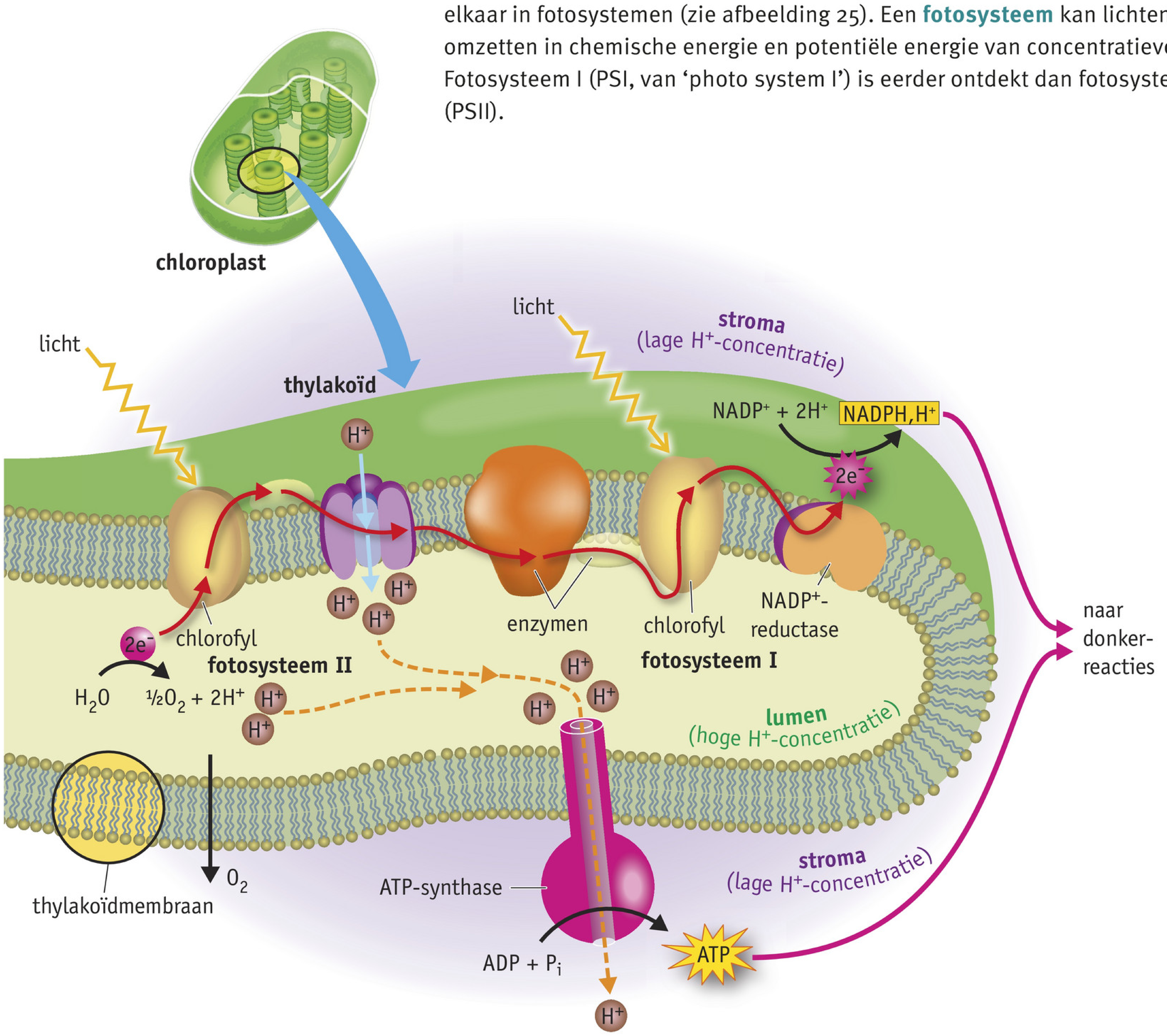
▶ **Afb. 24** Schema van de lichtreacties en de donkerreacties in een chloroplast.



LICHTREACTIES

In de membranen van de thylakoïden liggen twee typen chlorofyl en een elektronentransportketen met elektronenacceptoren en enzymmoleculen bij elkaar in fotosystemen (zie afbeelding 25). Een **fotosysteem** kan lichtenergie omzetten in chemische energie en potentiële energie van concentratieverschillen. Fotosysteem I (PSI, van 'photo system I') is eerder ontdekt dan fotosysteem II (PSII).

▼ **Afb. 25** Fotosysteem I en II in het thylakoïdmembraan (lichtreacties).



De lichtreacties beginnen in PSII met de splitsing van water. Daarbij ontstaan waterstofionen (H^+), zuurstof (O_2) en elektronen (e^-). De waterstofionen komen in het lumen terecht. De zuurstof diffundeert naar het stroma en wordt uitgescheiden via huidmondjes of gebruikt bij de verbranding in de mitochondriën. De elektronen worden energierijk gemaakt met behulp van lichtenergie. Enzymen in de elektronentransportketen gebruiken de energie van de elektronen om extra waterstofionen vanuit het stroma naar het lumen te transporteren. Daarna worden de elektronen via de elektronentransportketen doorgegeven naar PSI.

In PSI worden de elektronen met behulp van lichtenergie opnieuw energierijk gemaakt. Deze energierijke elektronen worden afgestaan aan het transportmolecuul $NADP^+$ in het stroma van de chloroplast. Eén molecuul $NADP^+$ neemt twee energierijke elektronen op (van het enzym NADP-reductase) en twee waterstofionen (uit het stroma). Daarbij wordt $NADPH,H^+$ gevormd: $NADP^+ + 2H^+ + 2e^- \rightarrow NADPH,H^+$ (het tweede waterstofion is minder sterk gebonden aan $NADP^+$). $NADPH,H^+$ transporteert de elektronen en waterstofionen naar de donkerreacties.

Door de lichtreacties ontstaat in het lumen een ophoping van waterstofionen. De terugstroom van waterstofionen van lumen naar stroma wordt door het enzym ATP-synthase benut als energiebron voor de vorming van energierijk ATP. De vorming van ATP met behulp van lichtenergie wordt **fotofosforylering** genoemd. De energie van ATP is nodig voor de vorming van glucose in de donkerreacties en voor andere processen in de cel.

opdrachten

24 a Wat zijn de eindproducten van de lichtreacties?

b Door het afstaan van elektronen aan $NADP^+$ ontstaat in het thylakoïdmembraan een elektronentekort.
Hoe wordt dit tekort aangevuld?

c Het enzym NADP-reductase reduceert $NADP^+$ tot $NADPH,H^+$.
Welke rol heeft $NADP^+$ bij deze enzymreactie?

25 De elektronen die zijn gevormd bij de splitsing van water in PSII worden uiteindelijk in PSI overgedragen aan $NADP^+$. Dit proces wordt de niet-cyclische fotofosforylering genoemd.

a Waarvoor gebruiken de enzymen in de elektronentransportketen de energie van de elektronen?

b Wanneer in het stroma een tekort is aan $NADP^+$ (of een overschot aan elektronen), blijven de elektronen circuleren tussen PSI, waar ze energierijk worden gemaakt, en de enzymen van de elektronentransportketen. De energie van de elektronen wordt gebruikt om waterstofionen naar het lumen te pompen. Dit wordt cyclische fotofosforylering genoemd.
Leg uit dat bij cyclische fotofosforylering sprake is van een cyclisch proces.

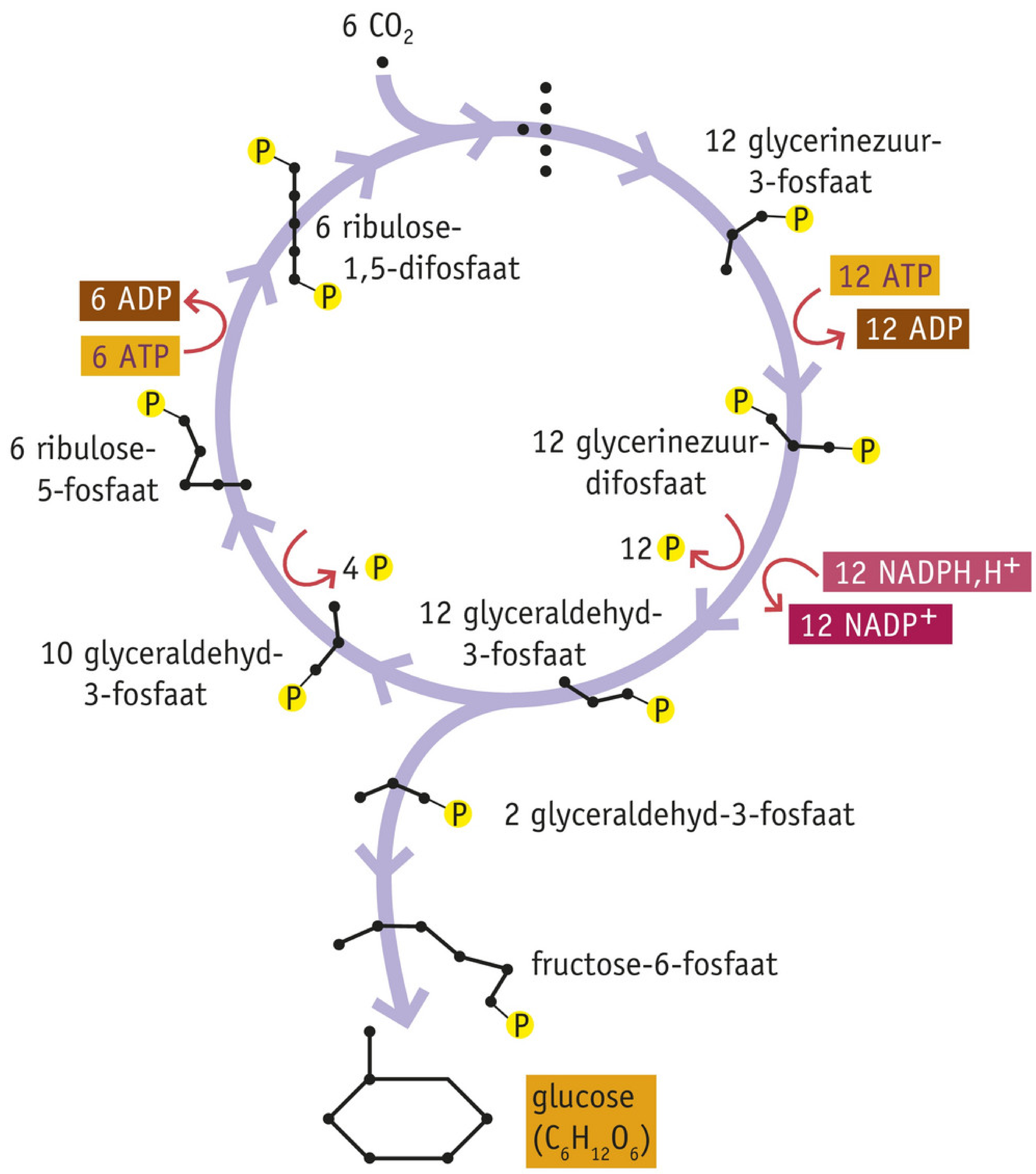
c Leg uit dat bij cyclische fosforylering sprake is van fosforylering.

26 De elektronen die in PSII ontstaan, hoeven niet altijd van watermoleculen afkomstig te zijn. In zwavelbronnen bijvoorbeeld komen autotrofe bacteriën voor die waterstofsulfide (H_2S) benutten als elektronendonor. Voor het overige verloopt de koolstofassimilatie bij deze zwavelbacteriën hetzelfde als bij planten.
Ontstaat bij de koolstofassimilatie van zwavelbacteriën zuurstof? Leg je antwoord uit.

DONKERREACTIES (CALVINCYCLUS)

Bij de donkerreacties van de fotosynthese wordt glucose gevormd uit koolstofdioxide en NADPH,H+ met behulp van energie uit ATP. De donkerreacties vinden plaats in het stroma van de chloroplasten. Ze vormen een cyclische keten van reacties die naar de ontdekker de **calvincyclus** wordt genoemd. In afbeelding 26 is de calvincyclus weergegeven. De getallen voor de molecuulformules geven aan hoeveel moleculen nodig zijn voor de vorming van één glucosemolecuul.

Afb. 26 De donkerreacties of calvincyclus.



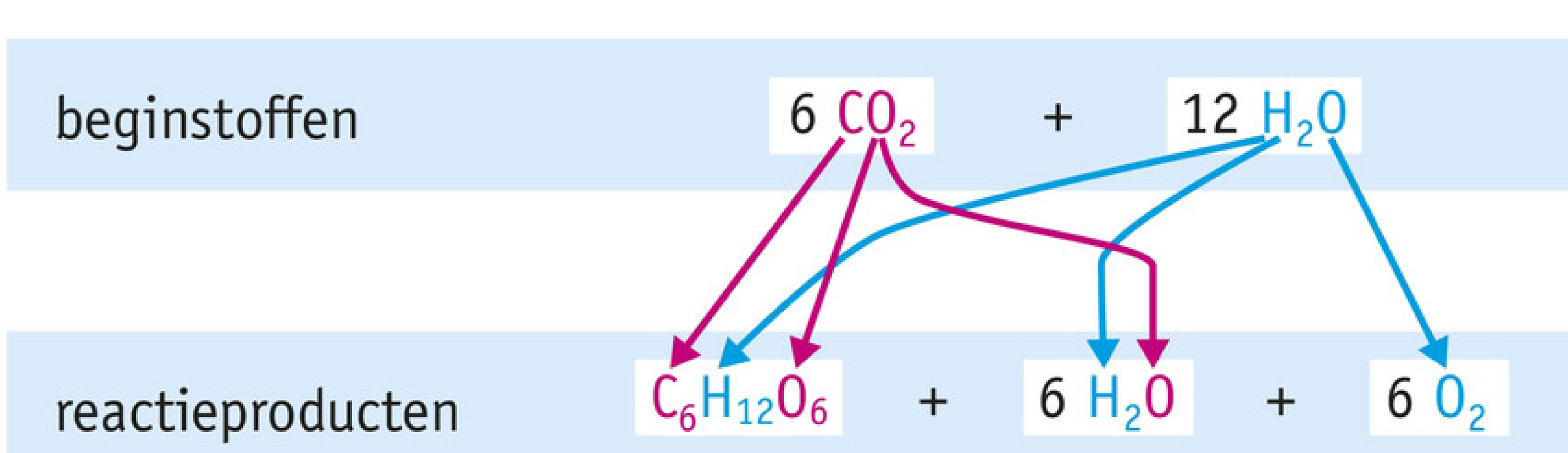
Voor de vorming van één glucosemolecuul in de calvincyclus zijn 24 waterstofatomen nodig. Daarvan worden er 12 gebruikt voor de vorming van glucose. De andere 12 zijn nodig om de 6 zuurstofatomen te binden die overblijven van het in de cyclus opgenomen koolstofdioxide. Daarbij ontstaan 6 moleculen water. Hieruit volgt de **bruto-fotosynthesereactie**, de reactievergelijking van de licht- en donkerreacties samen:

$$6\ CO_2 + 12\ H_2O \rightarrow C_6H_{12}O_6 + 6\ O_2 + 6\ H_2O$$

Als je het water voor en na de reactie tegen elkaar wegstreept, blijft de **netto-fotosynthesereactie** over:

$$6\ CO_2 + 6\ H_2O \rightarrow C_6H_{12}O_6 + 6\ O_2$$

Afb. 27 Herkomst en bestemming van atomen bij de fotosynthese.



opdrachten

Gebruik bij opdracht 27 tot en met 29 afbeelding 26 en 27.

27 a Hoeveel moleculen CO_2 en hoeveel ATP-moleculen worden er in de calvincyclus gebruikt bij de vorming van één glucosemolecuul?

b Geef de brutoreactie van de fotosynthese, inclusief het aantal gebruikte ATP-moleculen en ontstane moleculen ADP + Pi.

c Verklaar het verschil in het aantal watermoleculen, voor en na de pijl, bij de netto- en brutofotosynthesereactie.

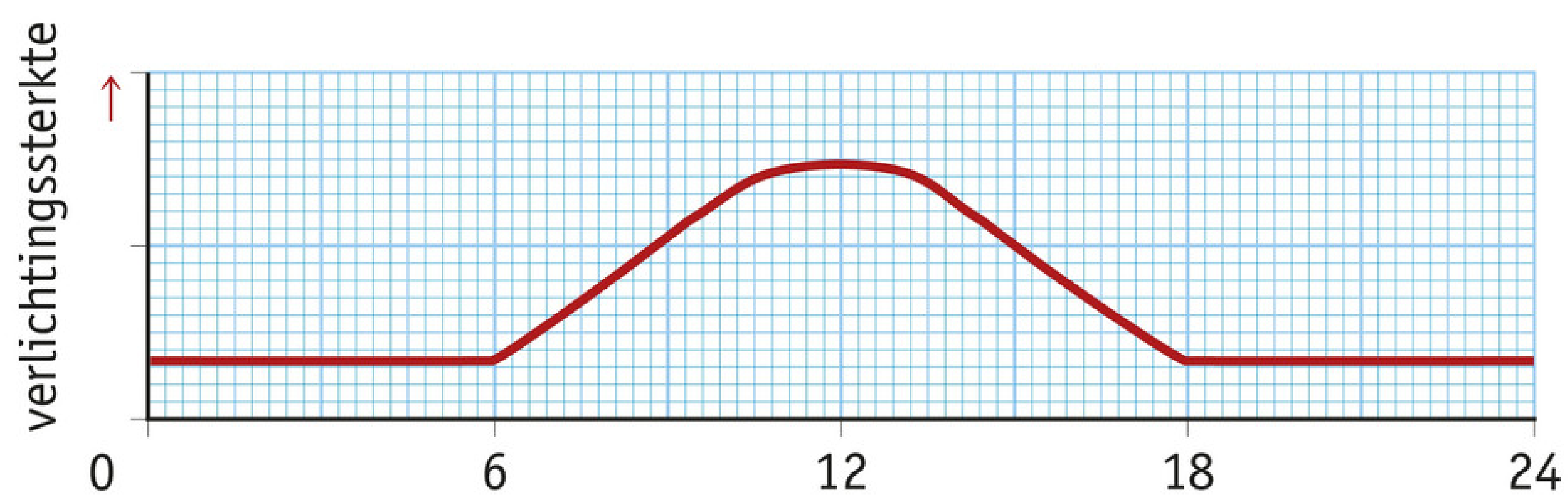
28 a Vinden de donkerreacties overdag en/of 's nachts plaats? Leg je antwoord uit.

b In een mengsel van CO_2, ATP en NADPH,H^+ vinden de donkerreacties niet plaats. Als aan dit mengsel geïsoleerde chloroplasten worden toegevoegd, wordt er wél glucose gevormd.
Welke functie hebben (stoffen uit) de geïsoleerde chloroplasten?

c Een boom staat in een weiland. Gedurende een etmaal wordt de verlichtingssterkte gemeten. De resultaten staan in afbeelding 28.
Op welk tijdstip is de intensiteit van de donkerreacties in de buitenste bladeren van de boom het grootst? Leg je antwoord uit.

d Als in een experiment de donkerreacties worden geremd, wordt de niet-cyclische fotofosforylering ook snel geremd.
Waardoor zal deze remming worden veroorzaakt?

▶ **Afb. 28** Verlichtingssterkte gedurende een etmaal.



29 In afbeelding 29 is een onderzoek weergegeven naar de zuurstof die ontstaat bij de fotosynthese. Bij een deel van het experiment bleek radioactieve zuurstof vrij te komen uit de planten.

a Wat is de onderzoeksvraag?

b Hoe waren de radioactieve zuurstofatomen aan de planten toegediend?

c Welke conclusie kun je trekken uit dit experiment?

▼ **Afb. 29**

ONDERZOEK	**EXPERIMENT MET ZUURSTOFISOTOPEN**
Inleiding	Bij fotosynthese wordt koolstofdioxide opgenomen en zuurstof uitgescheiden. Op grond van dit gegeven heeft men lange tijd verondersteld dat de gevormde zuurstof afkomstig is van koolstofdioxide.
Onderzoeksvraag	
Hypothese	De zuurstof die bij fotosynthese ontstaat, is afkomstig van koolstofdioxide.
Experiment	Met behulp van radioactieve zuurstofisotopen (^{18}O) is bij planten de herkomst van de uitgescheiden zuurstof onderzocht. Door hun radioactiviteit zijn de isotopen in de reactieproducten aan te tonen. Hierdoor kan de herkomst van de vrijkomende zuurstof worden bepaald.
Resultaat	$H_2{}^{16}O$ $C^{18}O_2$  → $^{16}O_2$ 1 $H_2{}^{18}O$ $C^{16}O_2$  → $^{18}O_2$ 2
Conclusie	

CHEMOSYNTHESE

Fotosynthese is de vorm van koolstofassimilatie waarbij de energie uit (zon-) licht wordt benut. Er zijn ook organismen die gebruikmaken van de energie die beschikbaar komt bij de oxidatie (onttrekking van elektronen) van een anorganische stof. Deze vorm van koolstofassimilatie heet **chemosynthese**. Chemosynthese komt voor bij chemoautotrofe bacteriën, zoals nitriet- en nitraatbacteriën. De energie uit oxidatie wordt tijdelijk opgeslagen in ATP. Met behulp van de energie in ATP en een waterstofdonor kan uit koolstofdioxide glucose worden gevormd.

Zwavelbacteriën leven bij zwavelbronnen op de bodem van oceanen en vormen de basis van diepzee-ecosystemen. Zwavelbacteriën oxideren waterstofsulfide (H_2S) tot zwavel (S). Zwavel kan verder worden geoxideerd tot zwavelzuur (H_2SO_4):

$2\ H_2S + O_2 \rightarrow 2\ H_2O + 2\ S$ + energie
$2\ S + 2\ H_2O + 3\ O_2 \rightarrow 2\ H_2SO_4$ + energie

Nitriet- en nitraatbacteriën komen voor in de bodem en spelen een rol in de stikstofkringloop. Als ammoniak (NH_3) in water oplost, worden ammoniumionen (NH_4^+) gevormd. Nitrietbacteriën oxideren ammoniak (of ammoniumionen):

$2\ NH_3 + 3\ O_2 \rightarrow 2\ HNO_2 + 2\ H_2O$ + energie

HNO_2 wordt gesplitst in H^+-ionen en NO_2^--ionen (nitrietionen). Nitraatbacteriën oxideren de nitrietionen verder tot nitraationen (NO_3^-):

$2\ NO_2^- + O_2 \rightarrow 2\ NO_3^-$ + energie

opdrachten

30 Welke reacties van de fotosynthese hebben een overeenkomstige functie als de oxidatie van anorganische stoffen: de lichtreacties of de donkerreacties? Leg je antwoord uit.

31 **a** Waardoor kunnen op de oceaanbodem geen planten groeien?
b Het leven op de oceaanbodem blijft beperkt tot de directe omgeving van hete zwavelbronnen. Daar zijn onder andere voorheen onbekende soorten wormen, mosselen, garnalen, krabben en vissen ontdekt.
Leg uit waardoor op deze plaatsen dierlijk leven mogelijk is.

32 Microbiologen hebben in een zuiveringsinstallatie twee bacteriën gevonden die samen ammonium uit afvalwater omzetten in het onschadelijke stikstofgas. De nitrificerende nitrosomonas-bacterie zet ammonium met behulp van een beetje zuurstof om in nitriet. De dieprode anammox-bacterie (*Brocadia anammoxians*) zet vervolgens dit nitriet om in stikstofgas met ammonium als energiebron. Anammox staat voor ANaerobe AMMonium OXidatie.
a Waarom is het voor het milieu belangrijk om ammonium uit afvalwater te verwijderen?
b Geef de reactievergelijking van de omzetting van ammonium en nitriet in stikstof en water.

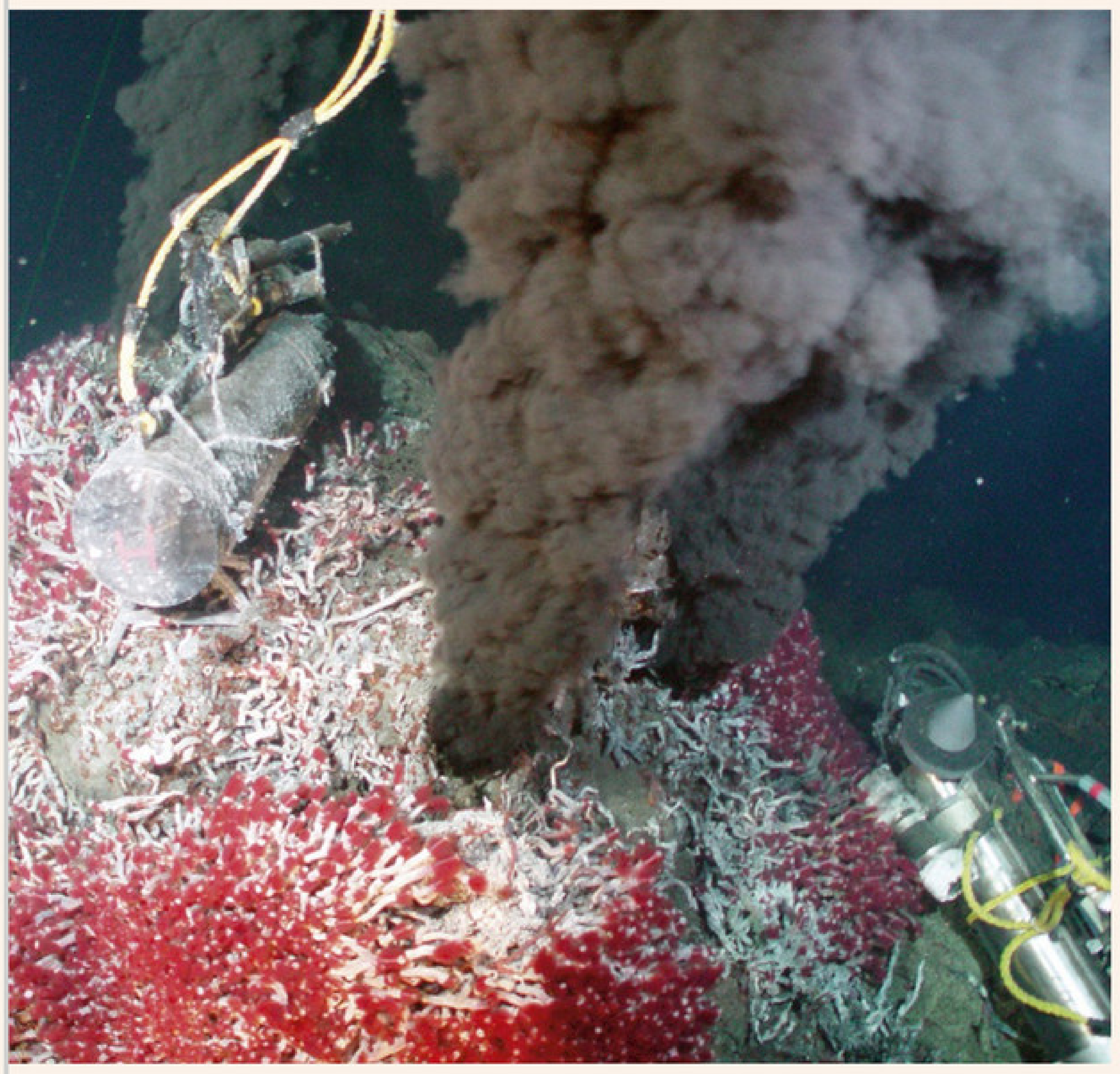
c Leg uit waarom ammonium een energiebron wordt genoemd voor de anammox-bacterie.

d Onder procesomstandigheden met een lage concentratie zuurstof en hoge concentratie ammonium verloopt de samenwerking tussen nitrosomonas en anammox het best.
Verklaar dat.

CONTEXT Wetenschap

Leven zonder licht

▼ **Afb. 30** Diepzeekokerwormen bij een 'black smoker'.



Extremofiele organismen leven in het donker op de bodem van de diepste troggen in de oceaan bij een temperatuur van 2 °C en een waterdruk van twintig tot wel vijfhonderd atmosfeer. Anorganische stoffen die uit de vulkanisch actieve bodem sijpelen, leveren de energie voor deze bijzondere levensgemeenschappen.
Chemoautotrofe bacteriesoorten in deze 'cold seeps' benutten methaan (CH_4) en waterstofsulfide (H_2S) als bouwstof en energiebron voor de chemosynthese. Enkele soorten bacteriën leven in symbiose met heterotrofe organismen, bijvoorbeeld met methanotrofe mosselen en kolonies van diepzeekokerwormen (zie afbeelding 30). De kokerwormen nemen waterstofsulfide op uit de kalkrots en transporteren die, gebonden aan hemoglobine, naar de bacteriën. De bacteriën leveren koolhydraten aan de wormen.
Behalve cold seeps vind je op de oceaanbodem hete black en white smokers (vulkanische schoorstenen). Deze bieden overeenkomstige, maar minder stabiele groeiomstandigheden. De zwarte en witte rookpluimen bevatten mineraalrijke koolstof- en zwavelverbindingen.

opdrachten

33 Verklaar waardoor de beschreven bijzondere levensgemeenschappen pas vrij recent zijn ontdekt.

34 Methanotrofe mosselen en chemoautotrofe bacteriën leven in symbiose.
a Wat betekent 'methanotroof'?
b Welke stoffen worden uitgewisseld tussen de mosselen en de bacteriën?

35 Naast 'cold seep'-ecosystemen bestaan er ook 'black en white smoker'-ecosystemen op de bodem van de oceaan.
Zoek samen met een medeleerling op internet op welke anorganische stoffen hier de energieleveranciers zijn en maak een voedselketen met producenten en consumenten van de eerste en tweede orde.

Leerdoel

– Je kunt de voortgezette assimilatie beschrijven.

4 Voortgezette assimilatie

Cellen bestaan uit veel meer stoffen dan de glucose die is gevormd bij de koolstofassimilatie. In de voortgezette assimilatie worden reservevoorraden zetmeel, de vetten van membranen, vele eiwitten (zoals enzymen) en informatiedragers gevormd.

GLUCOSE ALS GRONDSTOF

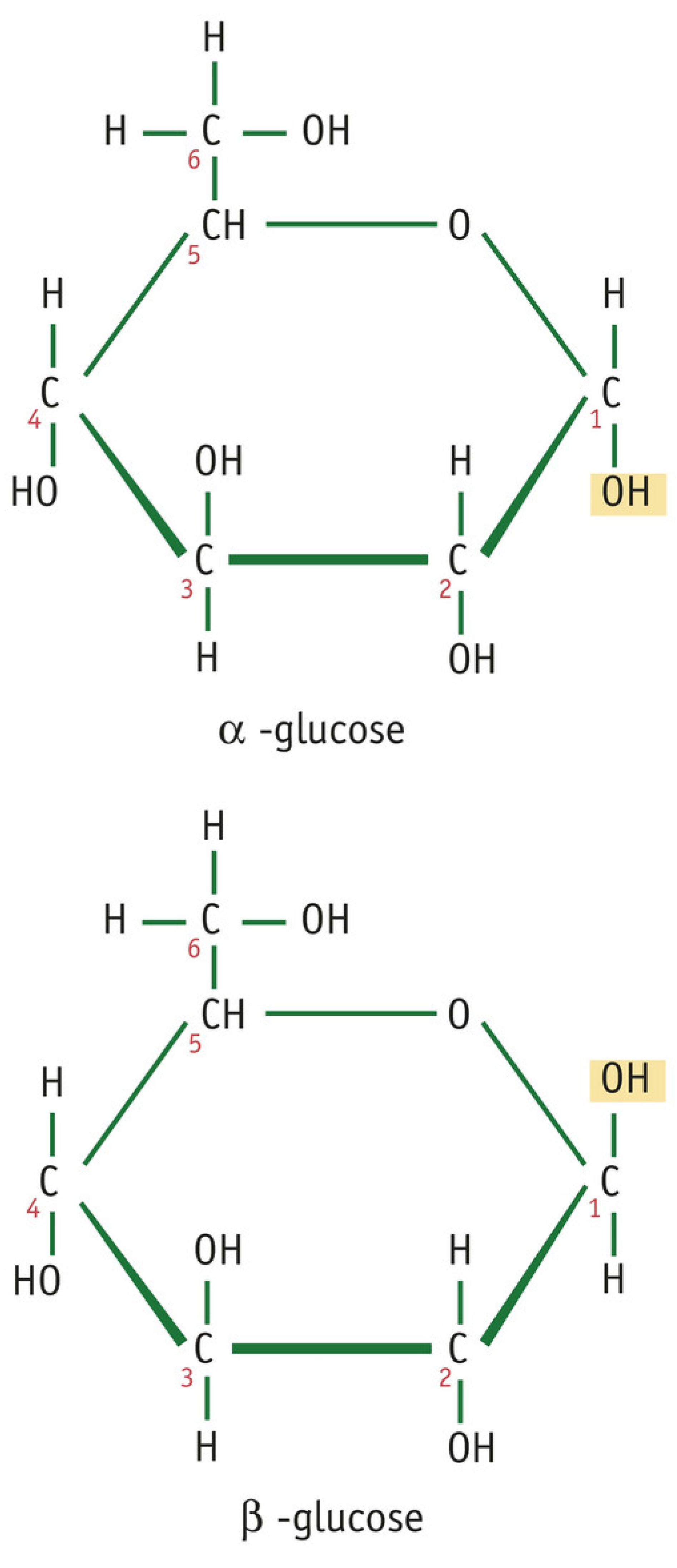
De glucose die bij de koolstofassimilatie is gevormd, dient bij de voortgezette assimilatie als grondstof voor de vorming van andere organische stoffen in autotrofe organismen. De belangrijkste groepen organische stoffen zijn koolhydraten, vetten en eiwitten. Ook heterotrofe organismen kunnen glucose omzetten, maar niet in eiwitten. Glucose levert daarnaast energie. Bij de verbranding van glucose wordt ATP gevormd. ATP levert de energie voor de voortgezette assimilatie.

KOOLHYDRATEN

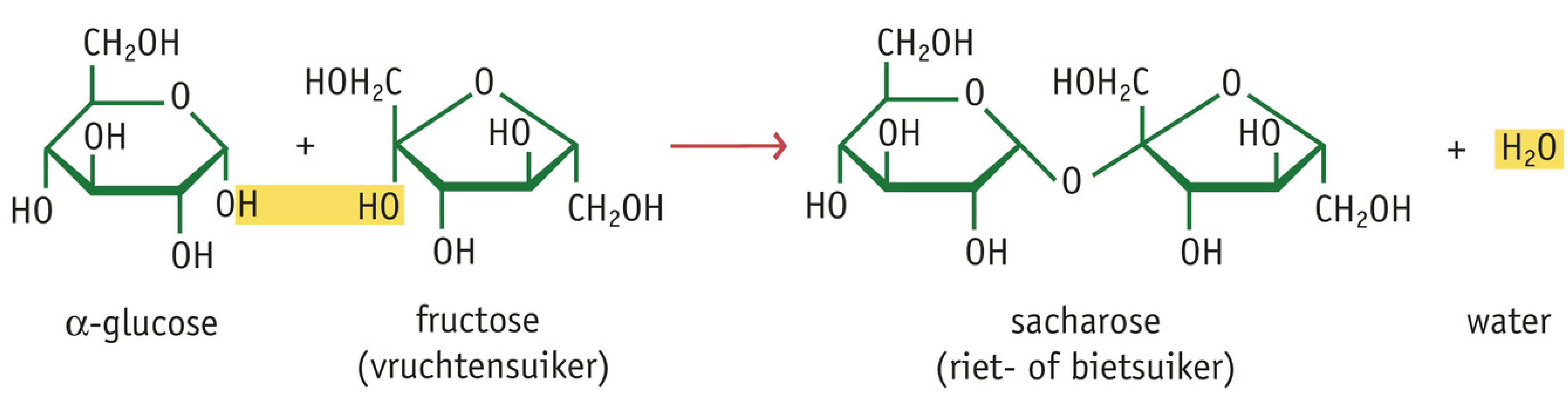
De moleculen van een koolhydraat of **sacharide** zijn opgebouwd uit een koolstofketen en atomen waterstof en zuurstof (meestal in de verhouding 2 : 1, zoals in H_2O). Koolhydraten hebben in de cel vooral een functie als bouwstof en (reserve)brandstof.
Koolhydraten zijn te verdelen in mono-, di- en polysachariden. **Monosachariden** (enkelvoudige suikers) bevatten vijf of zes C-atomen. Glucose is een monosacharide. Door de OH-groepen aan de koolstofketen is glucose goed oplosbaar in water. In opgeloste toestand kunnen glucosemoleculen voorkomen als ketens of als ringen van C-atomen. Van ringvormige glucosemoleculen bestaan twee vormen: α-glucose en β-glucose. Deze verschillen van elkaar in de positie van de OH-groep aan het eerste C-atoom (zie afbeelding 31).

Ringvormige monosachariden kunnen aan elkaar worden gebonden. Er ontstaan dan een **disacharide** (een molecuul opgebouwd uit twee monosachariden) en een watermolecuul. Uit een α-glucosemolecuul en een fructosemolecuul bijvoorbeeld kan een sacharosemolecuul (riet- of bietsuiker) worden gevormd (zie afbeelding 32, de structuurformules zijn schematisch weergegeven door de C- en H-atomen op de hoekpunten weg te laten). Glucosemoleculen kunnen op deze manier lange ketens vormen. De vorming van lange ketens van soortgelijke kleine koolstofverbindingen wordt **polymerisatie** genoemd.

Afb. 31 α-glucose en β-glucose.

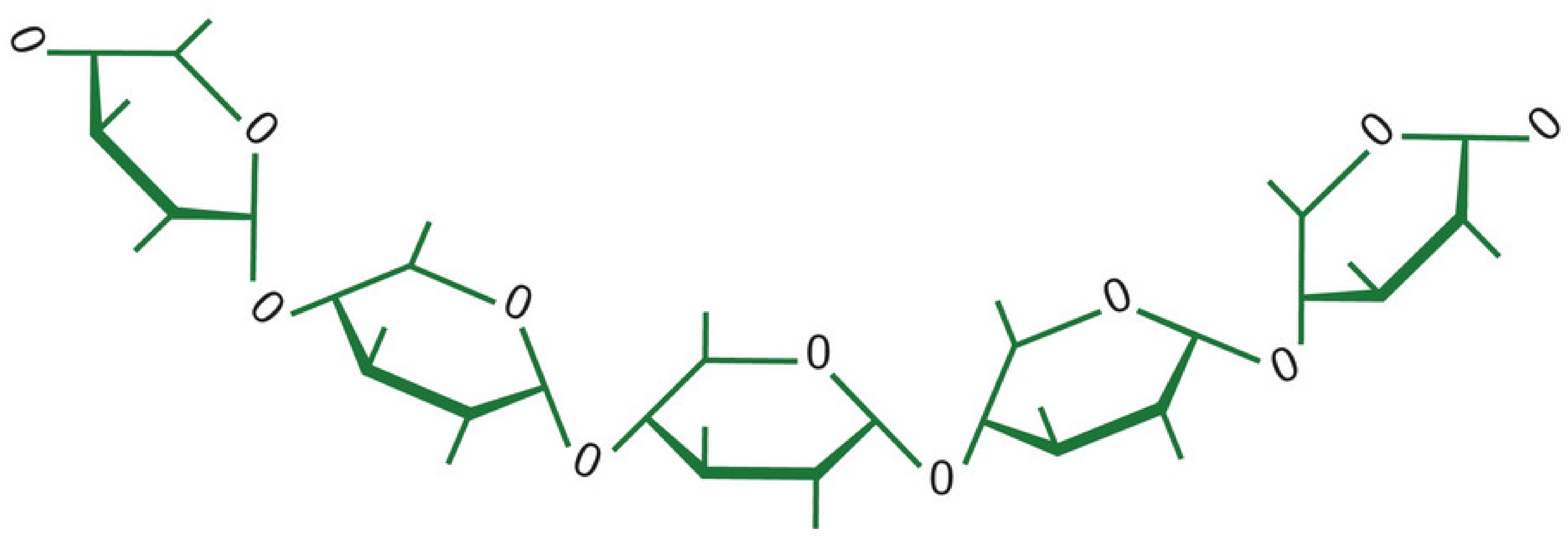


Afb. 32 De vorming van sacharose.

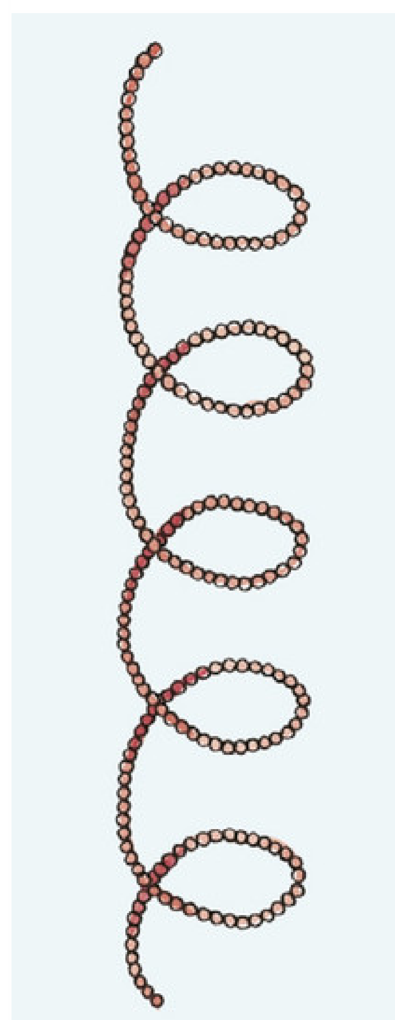


Door polymerisatie kan een **polysacharide** worden gevormd, een verbinding bestaande uit vele monosachariden (zie afbeelding 33.1, in de structuurformule zijn nu niet alleen de C-atomen op de hoekpunten weggelaten, maar ook de OH- en COH-groepen).
Een voorbeeld van een polysacharide is **amylose**. Dit zetmeelmolecuul wordt in de chloroplasten en amyloplasten (zetmeelkorrels) van plantaardige cellen opgebouwd uit ongeveer zesduizend α-glucosemoleculen. De α-glucosemoleculen vormen bij de bindingsplaats een kleine hoek ten opzichte van elkaar. Doordat deze hoek bij elke bindingsplaats dezelfde kant op wijst, is een zetmeelmolecuul spiraalvormig (zie afbeelding 33.2). Door de grootte van zijn moleculen is **zetmeel** slecht oplosbaar in water.
Bij dieren vinden in de lever en in spieren polymerisatiereacties plaats, waarbij **glycogeen** wordt gevormd uit α-glucose. Een glycogeenmolecuul bestaat uit meer dan twintigduizend α-glucosemoleculen en is sterk vertakt (zie afbeelding 33.3). Zetmeel en glycogeen zijn reservebrandstoffen.

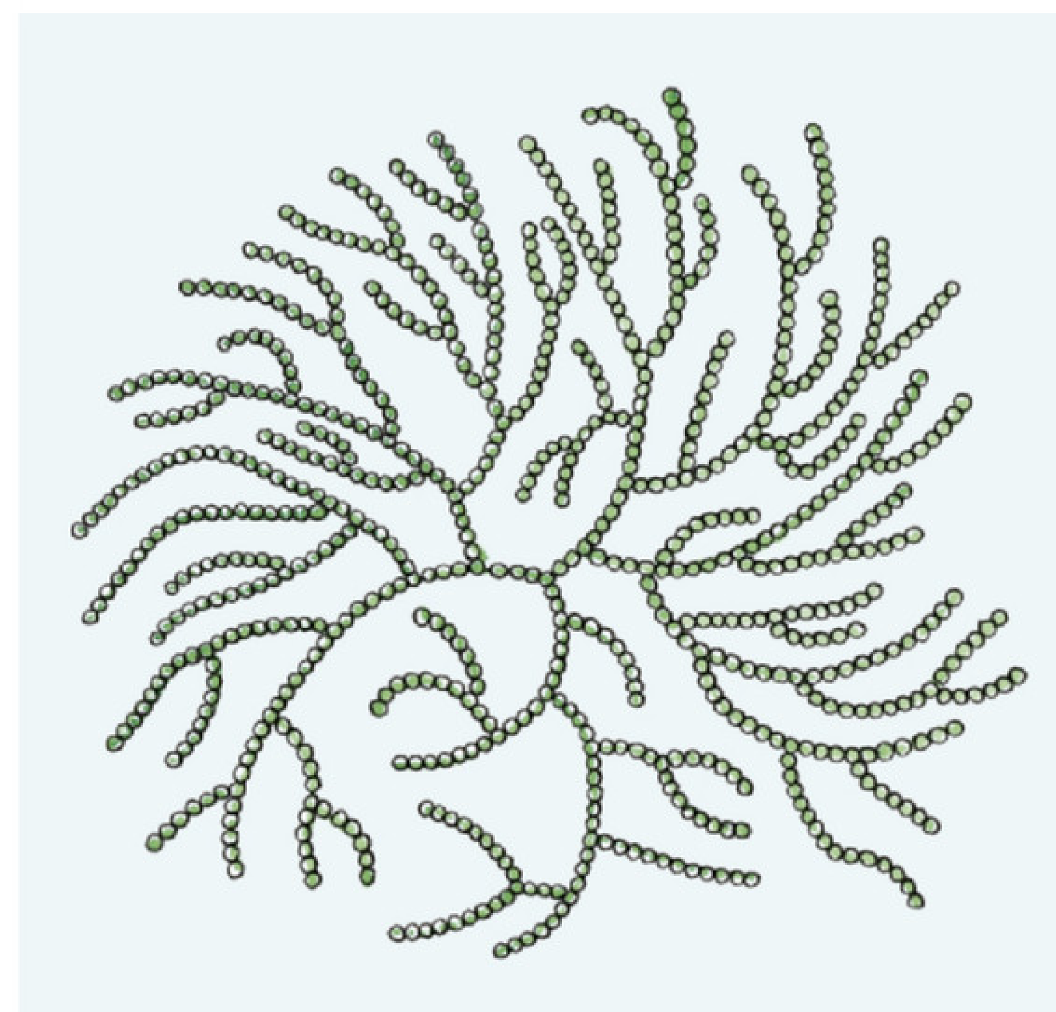
▼ **Afb. 33** Polysachariden.



1 deel van een zetmeelmolecuul



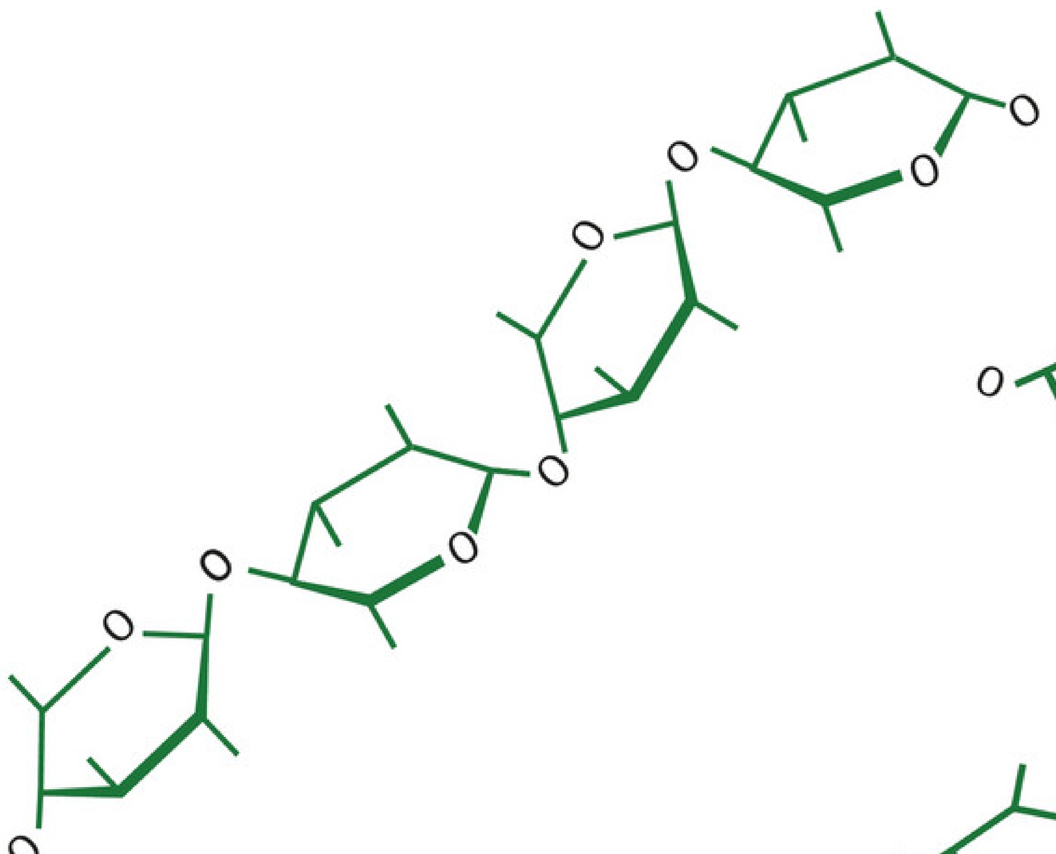
2 vorm van een zetmeelmolecuul



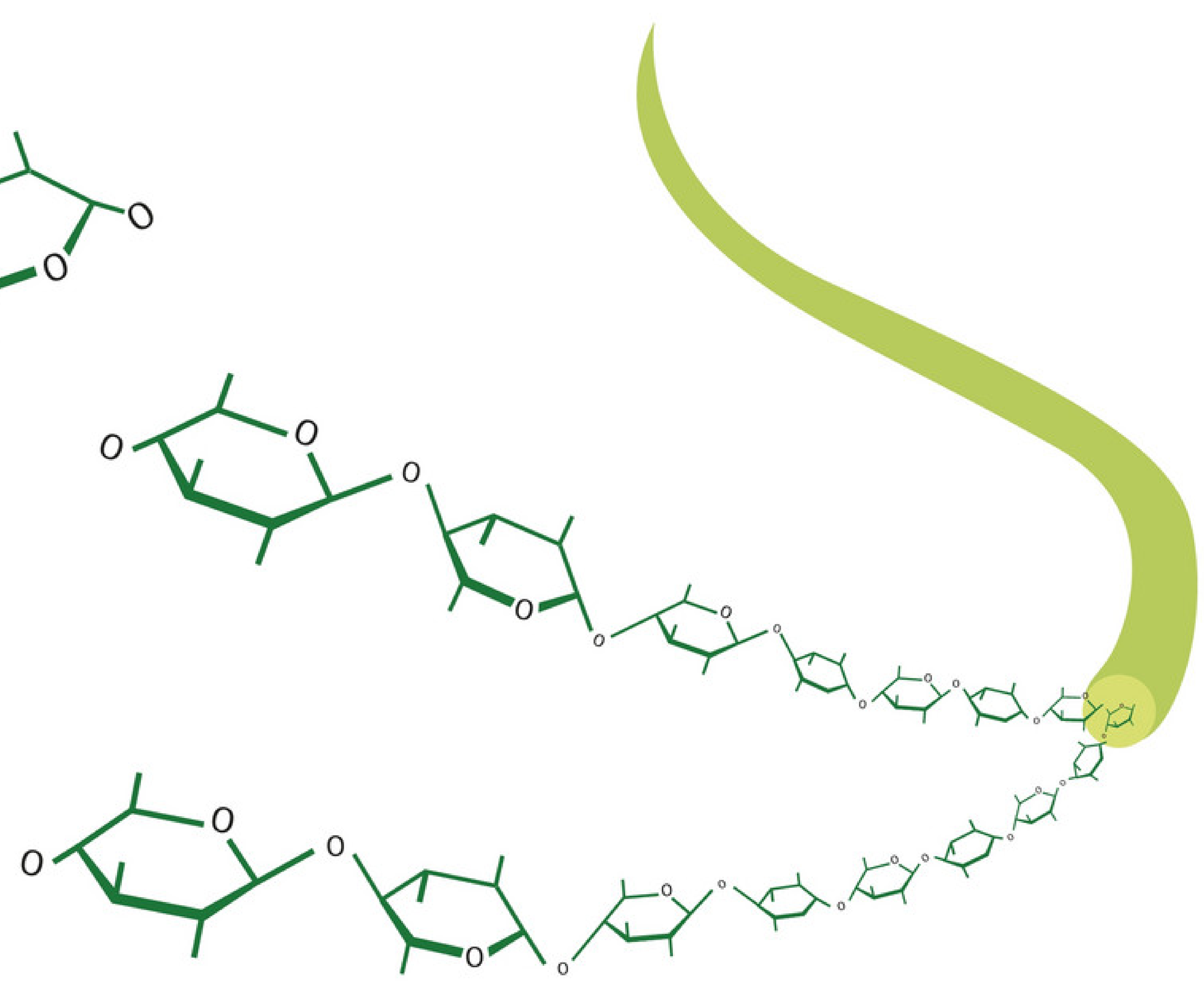
3 vorm van een glycogeenmolecuul

Een ander polysacharide is **cellulose**, het hoofdbestanddeel van de celwanden van planten (zie afbeelding 34). Cellulose is een polymeer van β-glucose. Doordat de hoek tussen de glucosemoleculen bij elke bindingsplaats de andere kant op wijst, ontstaat een lichte zigzagvorm. Enkele tientallen celluloseketens vormen samen een stevige structuur.

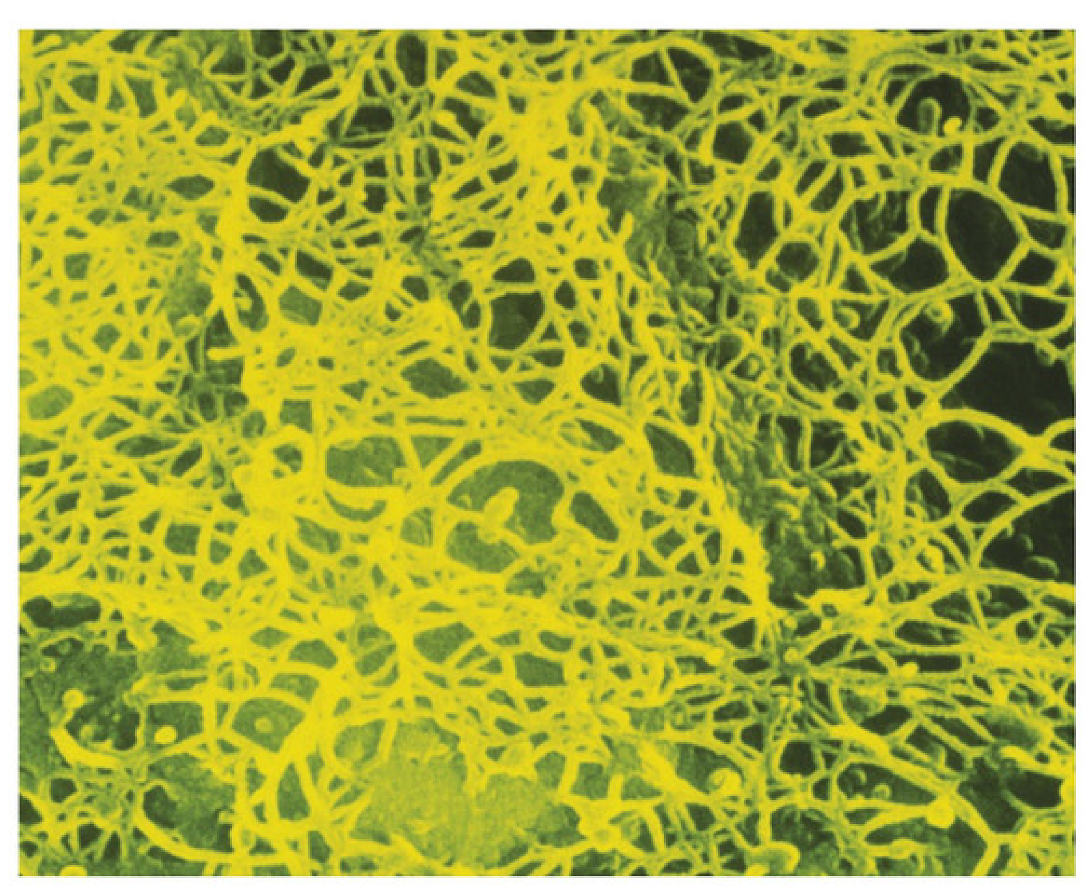
▼ **Afb. 34** Cellulose.



1 opbouw van een stevige structuur uit meerdere ketens



2 deel van een cellulosemolecuul



3 deel van een celwand (EM-foto, vergroting 30 000×)

opdrachten

36 In afbeelding 32 is de vorming van sacharose weergegeven in structuurformules.
Geef de reactievergelijking van de vorming van sacharose in woorden en in molecuulformules.

37 In bladcellen wordt de glucose die bij de fotosynthese is gevormd, vrijwel direct omgezet in zetmeel.
a Waarom is dit belangrijk voor de osmotische waarde in de bladcellen?
b De in de bladeren gevormde koolhydraten worden door de bastvaten naar andere plantendelen vervoerd. Zetmeel wordt daarvoor weer omgezet in sacharose.
Leg uit waarom dat noodzakelijk is.

38 Tijdens een sportwedstrijd heb je veel koolhydraten nodig die snel in het bloed kunnen worden opgenomen.
Welke koolhydraten kunnen dan het best in je voeding aanwezig zijn? Licht je antwoord kort toe.

EIWITTEN

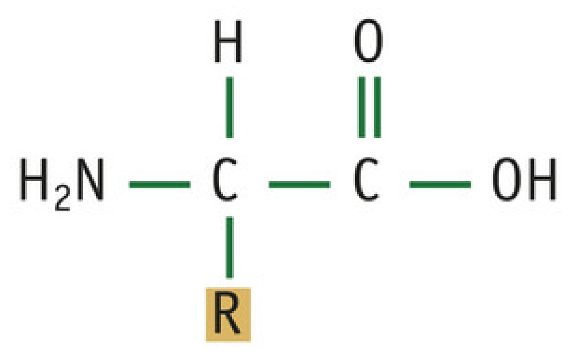
Eiwitten kunnen veel verschillende functies in een organisme vervullen (zie afbeelding 35).

▶ **Afb. 35** Voorbeelden van eiwitten en hun functie.

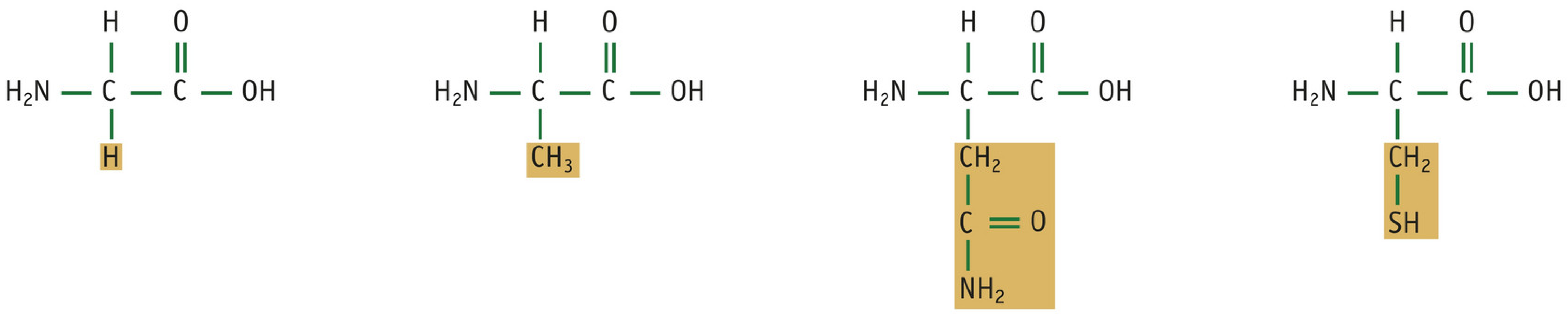
Eiwitgroepen	Functie
Enzymen	katalyseren van reacties
Structuureiwitten	bouwstof, geven vorm aan weefsels en cellen
Membraaneiwitten	transport tussen cel en omgeving
Receptoreiwitten	communicatie met celomgeving (bijv. reageren op aanwezigheid van hormonen)
Plasma-eiwitten (in bloedplasma)	**Functie**
Transporteiwitten (albuminen)	transport van stoffen (bijv. hemoglobine) en osmoregulatie
Antistoffen (globulinen)	immuniteit
Stollingseiwitten (fibrinogeen)	bloedstolling

Eiwitten of **proteïnen** zijn polymeren van enkele tientallen tot meer dan duizend aminozuren. Een **aminozuur** bevat een centraal C-atoom met daaraan gebonden een aminogroep ($-NH_2$), een carboxygroep ($-COOH$), een H-atoom en een restgroep (R) die typerend is voor het aminozuur (zie afbeelding 36). In de restgroep kunnen onder andere stikstof en zwavel voorkomen. De aminogroep is basisch en de carboxygroep is zuur. Beide groepen zijn polair, met een ongelijkmatige ladingverdeling (elektronen) zoals bij een watermolecuul. Dat zorgt ervoor dat een aminozuur goed oplosbaar is in water. In afbeelding 37 staat de structuurformule van enkele aminozuren. De restgroepen zijn met een gekleurd vlak aangegeven. In menselijke eiwitten komen twintig verschillende typen aminozuren voor.

▼ **Afb. 36** De algemene structuur van aminozuren.



▼ **Afb. 37** Enkele aminozuren.

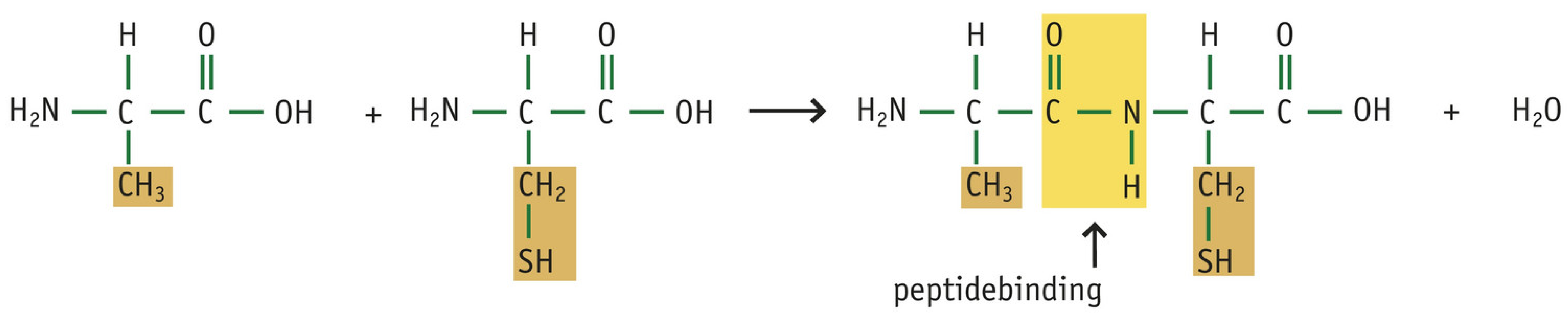


1 glycine 2 alanine 3 asparagine 4 cysteïne

Planten zijn in staat aminozuren op te bouwen uit glucose en stikstofhoudende ionen, vooral nitraationen (NO_3^-). Bij de opbouw van sommige aminozuren wordt ook sulfaat (SO_4^{2-}) gebruikt. De energie voor de opbouw van aminozuurmoleculen wordt geleverd door ATP.
Dieren kunnen geen aminozuren opbouwen uit glucose. Ze zijn wel in staat een aantal aminozuren te vormen uit aminozuren die ze met hun voedsel binnenkrijgen. De aminozuren die dieren niet zelf kunnen maken, noem je **essentiële aminozuren**. Deze moeten dus in het voedsel aanwezig zijn.

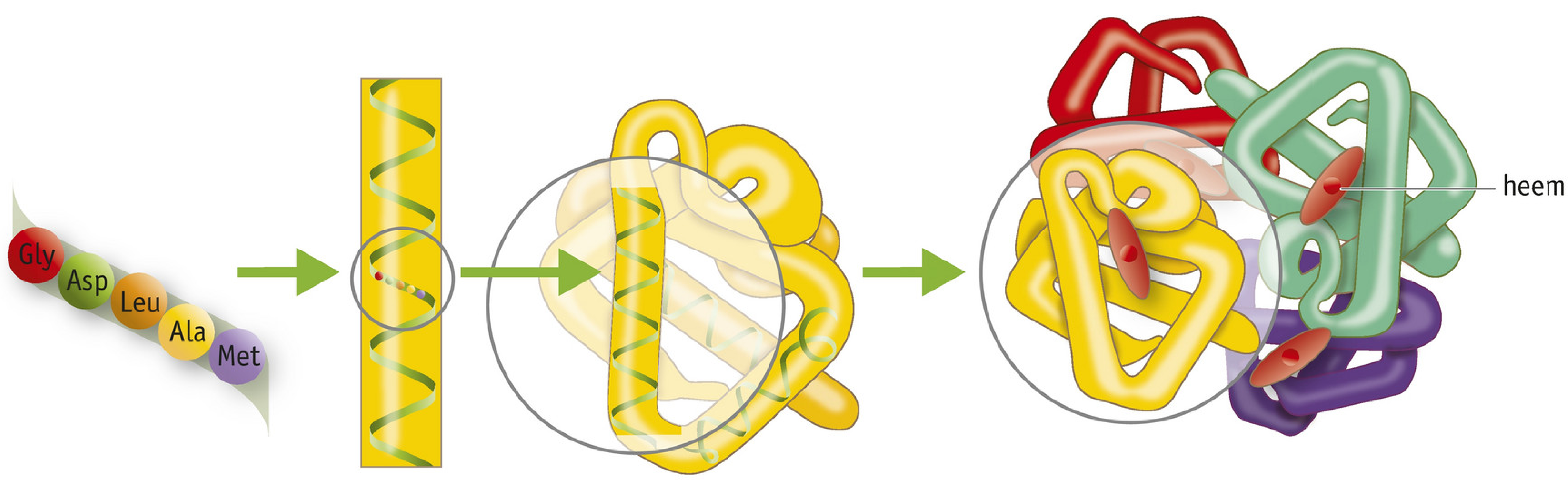
De aminogroep van een aminozuurmolecuul kan een binding aangaan met de carboxygroep van een ander aminozuur (zie afbeelding 38). De binding tussen de carboxygroep van het ene aminozuur en de aminogroep van het andere wordt **peptidebinding** genoemd. Twee aan elkaar gekoppelde aminozuren vormen een **dipeptide**, meerdere aminozuren een **polypeptide**.

▼ **Afb. 38** De vorming van een dipeptide.



De ruimtelijke bouw van een eiwitmolecuul wordt op vier niveaus bepaald (zie afbeelding 39). De **primaire structuur** van een eiwitmolecuul wordt bepaald door de typen aminozuren die voorkomen in de polypeptideketen(s) en de volgorde waarin deze aminozuren voorkomen.

▼ **Afb. 39** De ruimtelijke bouw van een hemoglobinemolecuul.



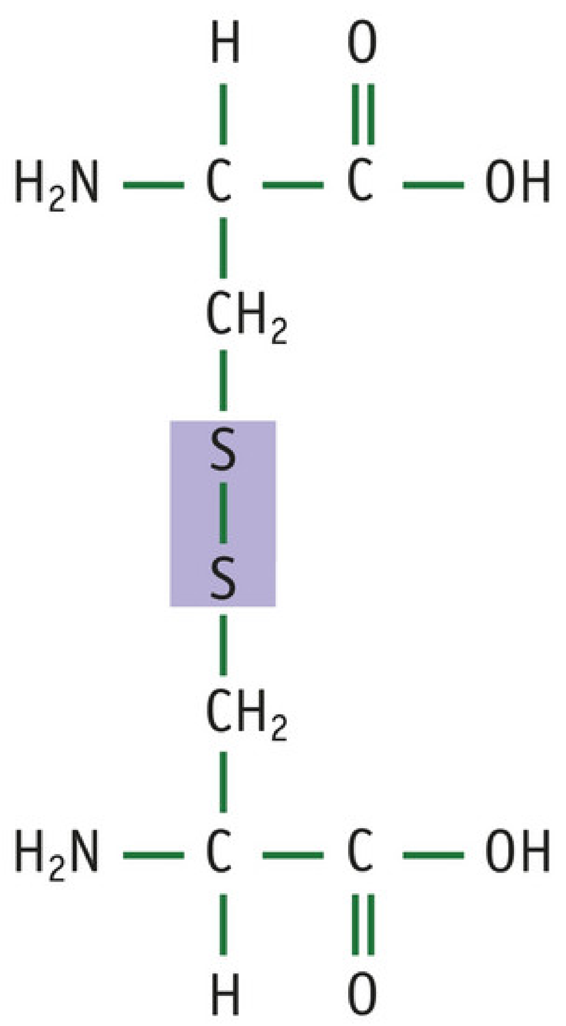
1 primaire structuur: de aminozuurvolgorde

2 secundaire structuur: de α-helix

3 tertiaire structuur: ruimtelijke vorm

4 quaternaire structuur: meerdere polypeptideketens

▼ **Afb. 40** Zwavelbrug in cystine (een aminozuur dat voorkomt in haar).



De spiraalvorm van een polypeptideketen wordt de **secundaire structuur** genoemd. De meeste aminozuren maken bij hun peptidebinding steeds een bepaalde hoek ten opzichte van elkaar. Hierdoor vertonen grote delen van een eiwitmolecuul een spiraalvorm. Deze spiraal wordt **α-helix** genoemd. Sommige aminozuren vormen waterstofbruggen met aminozuren in de erboven of eronder liggende winding van de spiraal. Hierdoor is de α-helix een zeer stabiele ruimtelijke vorm. Op bepaalde plaatsen zorgt het aminozuur proline voor een knik in de spiraalvorm.

De **tertiaire structuur** van een eiwitmolecuul ontstaat doordat sommige aminozuren bindingen aangaan met aminozuren die vele windingen verderop in de polypeptideketen liggen. Vooral het aminozuur cysteïne speelt hierbij een rol. De –SH-uiteinden van twee cysteïnemoleculen kunnen een atoombinding met elkaar aangaan (S–S). Deze binding wordt een **zwavelbrug** genoemd (zie afbeelding 40). Door deze zwavelbruggen (en in mindere mate door waterstofbruggen) wordt de α-helix op een bepaalde manier ‘opgevouwen’ en krijgt de polypeptideketen zijn specifieke ruimtelijke vorm. Ook de aantrekking en afstoting tussen hydrofiele en hydrofobe restgroepen kan bijdragen aan de tertiaire structuur.

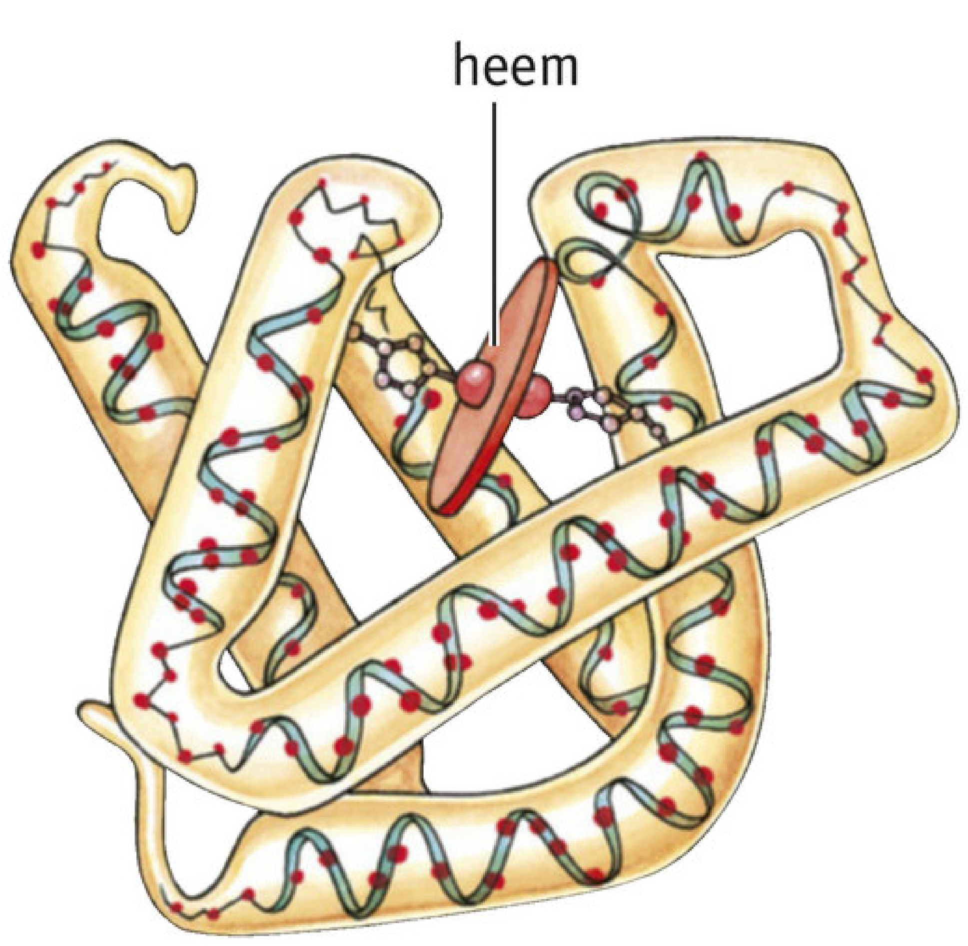
Sommige eiwitten hebben nog een **quaternaire structuur**. Dat is de manier waarop meerdere polypeptideketens samen één eiwit vormen. Hiervan kunnen ook andere verbindingen deel uitmaken. Een voorbeeld daarvan is hemoglobine, het belangrijkste eiwit in rode bloedcellen. Hemoglobine bevat vier polypeptideketens (globine). Elke polypeptideketen bevat een heem, een organische verbinding met een ijzeratoom. Samen vormen ze een functionerend eiwitmolecuul.

opdrachten

39 Welke twee elementen komen wel voor in eiwitten maar niet in koolhydraten?

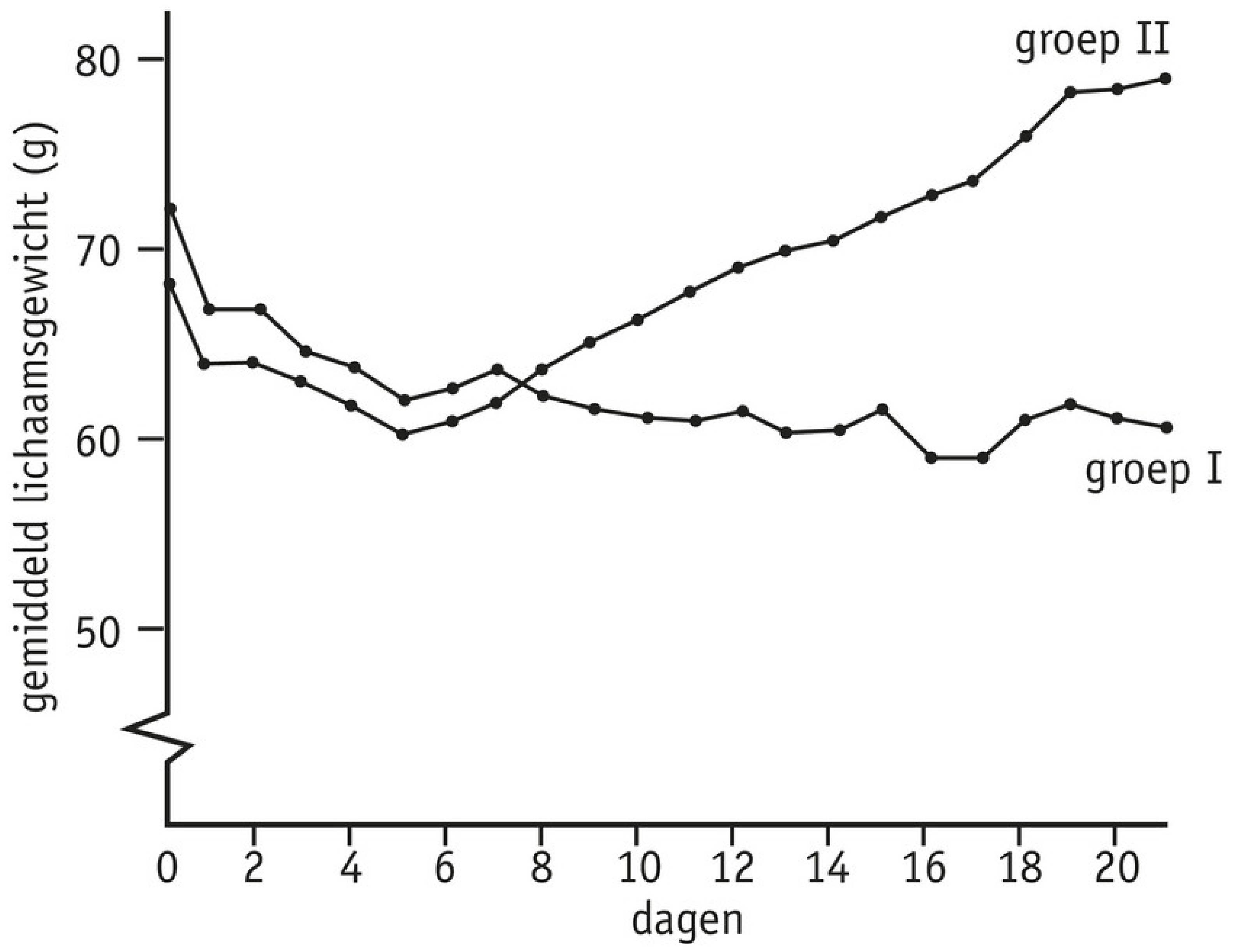
40 a Hebben alle eiwitten een quaternaire structuur? Leg je antwoord uit.
b Voor de werking van enzymen zijn de zwavelbruggen van essentieel belang. Leg dat uit.

▼ **Afb. 41** De structuur van een myoglobinemolecuul.



41 Myoglobine is een eiwit dat in spieren voorkomt en zuurstof kan binden. In afbeelding 41 is de structuur van een myoglobinemolecuul weergegeven.
a Hoe wordt in de afbeelding de primaire structuur weergegeven?
b Hoe wordt de secundaire structuur weergegeven?

42 In afbeelding 42 zijn de resultaten weergegeven van een voedingsexperiment met jonge ratten. De gezonde ratten in groep I en II werden gevoerd met een dieet bestaande uit alle benodigde vitaminen, koolhydraten, mineralen, water en plantaardige vezels. Als enige eiwit werd zeïne toegediend. Zeïne is een eiwit afkomstig uit maïs. Na zeven dagen werden aan het dieet van groep II de aminozuren lysine en tryptofaan toegevoegd.
a Welke belangrijke groep organische stoffen ontbreekt in het dieet van de ratten?
b Verklaar de gewichtsafname van beide groepen ratten in de eerste week van het experiment.
c Kan uit het resultaat van het experiment de conclusie worden getrokken dat lysine en tryptofaan voor ratten essentiële aminozuren zijn?

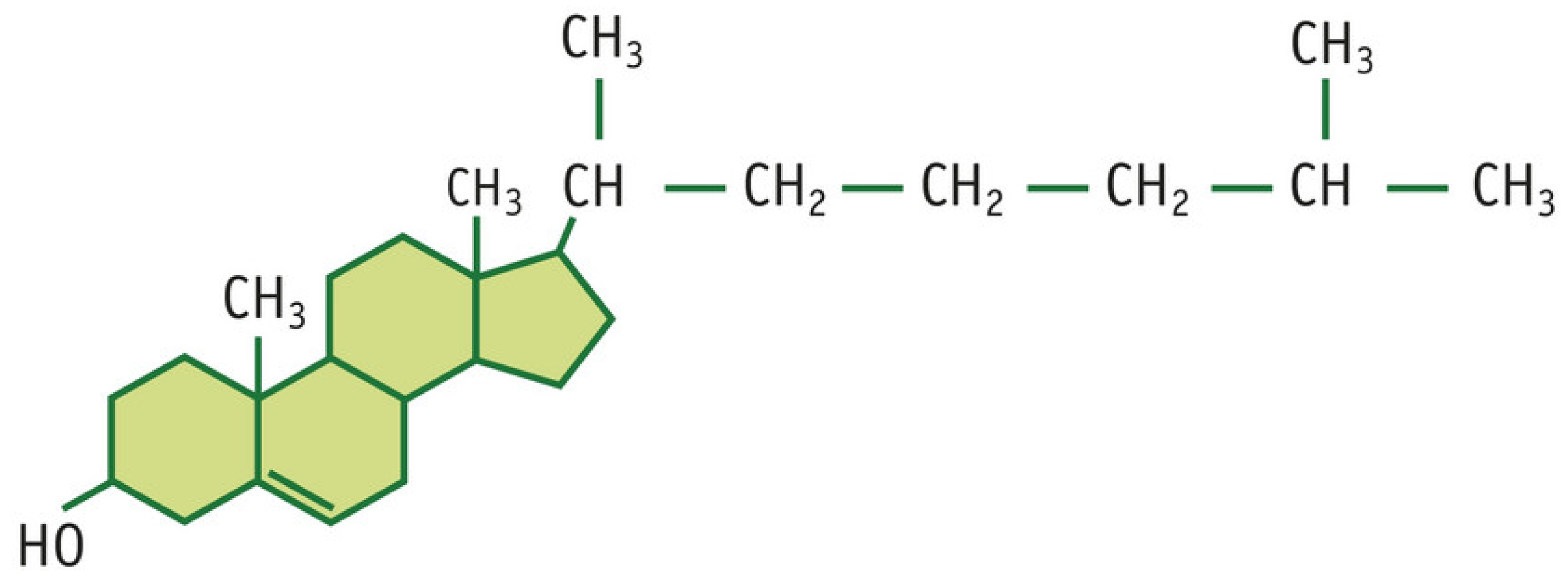


Afb. 42 Resultaten van een voedingsexperiment met jonge ratten.

Bron: J.J. Head, *Discovering biology*, Oxford University Press, 1972.

VETTEN

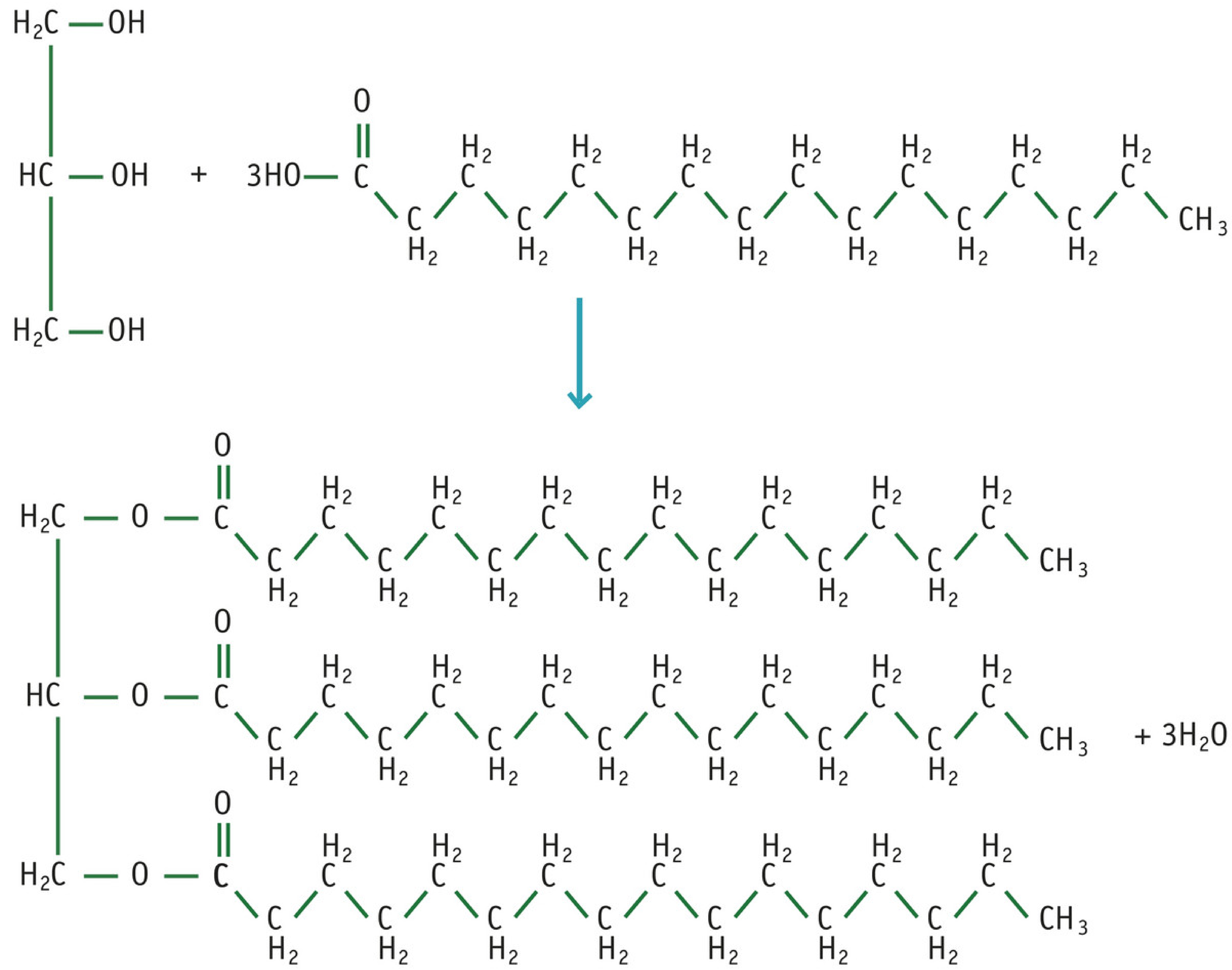
Bij warmbloedige dieren worden vetten of **lipiden** onder andere opgeslagen in het onderhuidse bindweefsel. Vetten in organismen dienen als bouwstof in membranen en als brandstof. Ze worden gebruikt als reservebrandstof en hebben een warmte-isolerende functie. Bij een overschot aan energierijke stoffen (eiwitten en suikers) in de voeding kunnen deze worden omgezet in vet. De energiedichtheid van vet is erg groot (38,5 kJ per gram). Vetten maken deel uit van sommige vitaminen, hormonen en cholesterol (zie afbeelding 43). Vetten die een functie hebben als hormoon worden steroïdhormonen genoemd (oestrogenen, testosteron).



Afb. 43 Cholesterol.

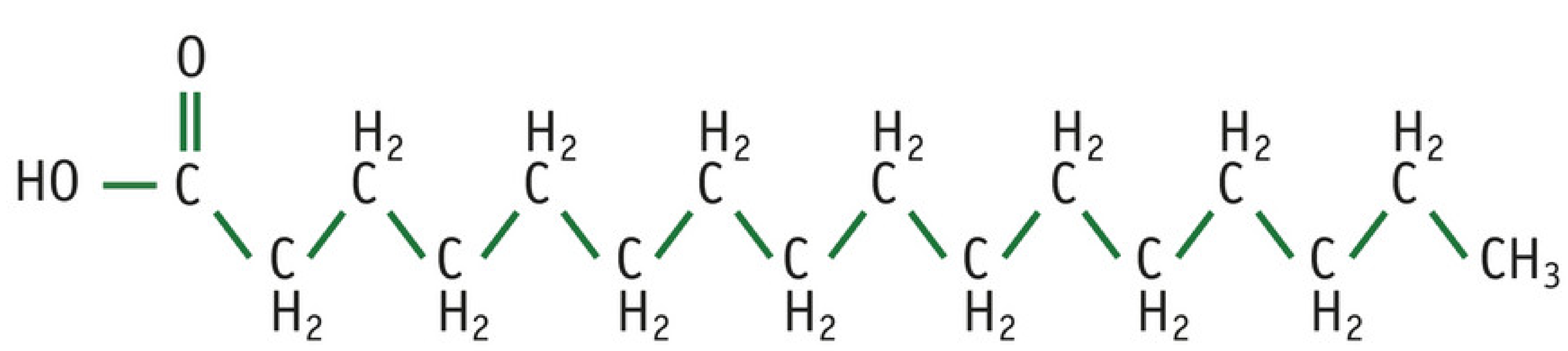
Veel vetten worden gevormd doordat drie vetzuurmoleculen zich binden aan een glycerolmolecuul (zie afbeelding 44). Daarbij wordt ook water gevormd. **Glycerol** bestaat uit drie C-atomen waaraan drie OH-groepen zijn gebonden. Een **vetzuur** bestaat uit een lange keten van $-CH_2$-groepen met aan het eind daarvan een carboxygroep (–COOH). Uit de structuurformule van een vetzuur blijkt dat de lange keten voor het grootste deel apolair is, met een gelijkmatige verdeling van elektronen. De carboxygroep is zuur en sterk polair.

Afb. 44 De vorming van een vetmolecuul uit glycerol en vetzuren.



Als de koolstofatomen in het vetzuurmolecuul onderling uitsluitend zijn verbonden door enkelvoudige bindingen, wordt het vetzuur **verzadigd** genoemd. De koolstofketen bevat dan het maximale aantal H-atomen (zie afbeelding 45). Lipiden met verzadigde vetzuren zijn meestal vast bij kamertemperatuur. Deze lipiden worden **vetten** genoemd.

Afb. 45 Een verzadigd vetzuur: palmitinezuur.



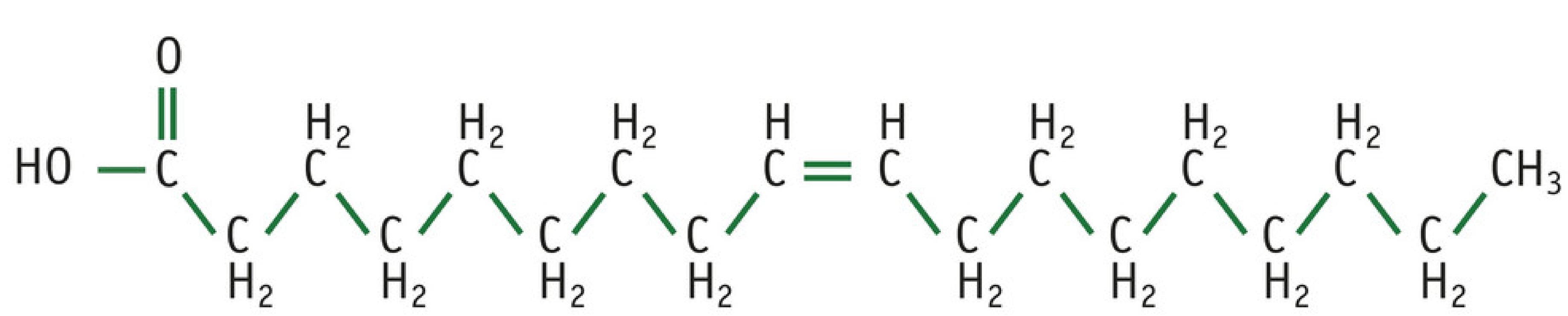
1 structuurformule



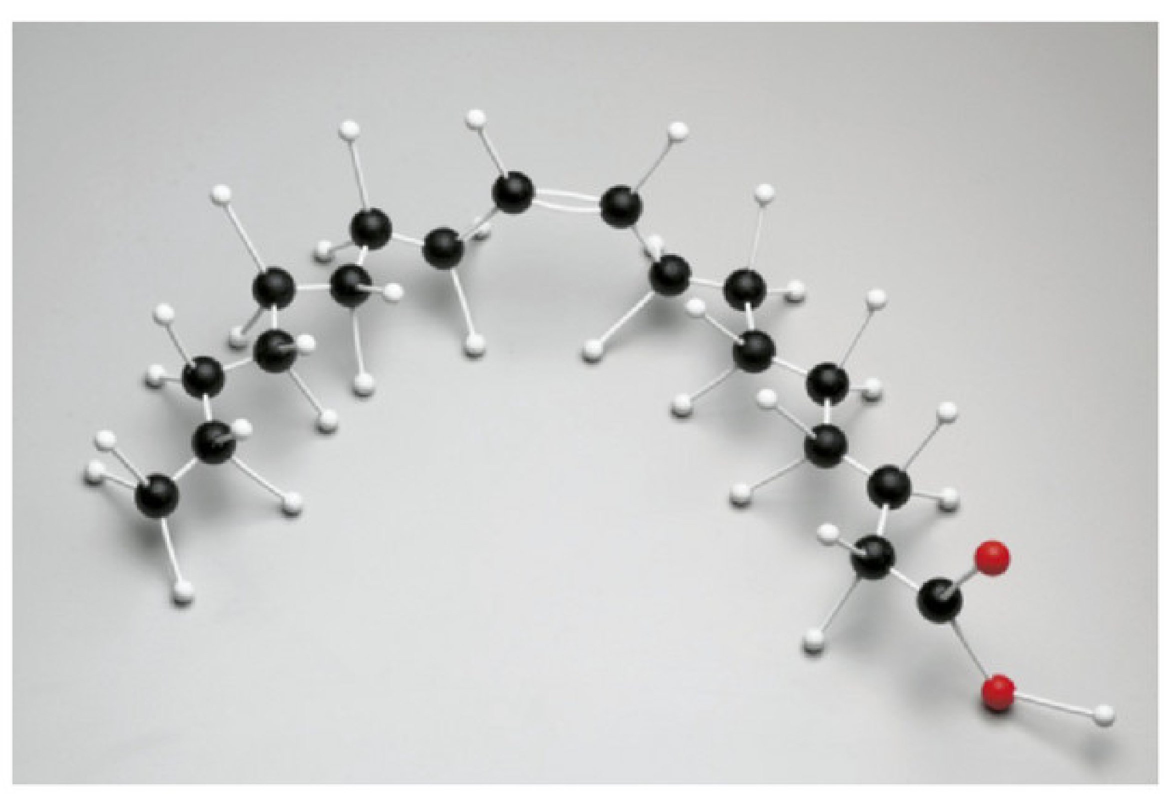
2 ruimtelijke vorm

Bij een **onverzadigd vetzuur** komen tussen de C-atomen een of meer dubbele bindingen voor. Een dubbele binding veroorzaakt een knik in de ruimtelijke vorm van het molecuul (zie afbeelding 46). **Meervoudig onverzadigde vetzuren** hebben meerdere dubbele bindingen in de koolstofketen. Lipiden met onverzadigde vetzuren zijn bij kamertemperatuur meestal vloeibaar en worden **oliën** genoemd. Vooral plantaardige oliën (bijvoorbeeld maïs-, soja- en zonnebloemolie) bevatten veel meervoudig onverzadigde vetzuren.

Afb. 46 Een onverzadigd vetzuur: oliezuur.



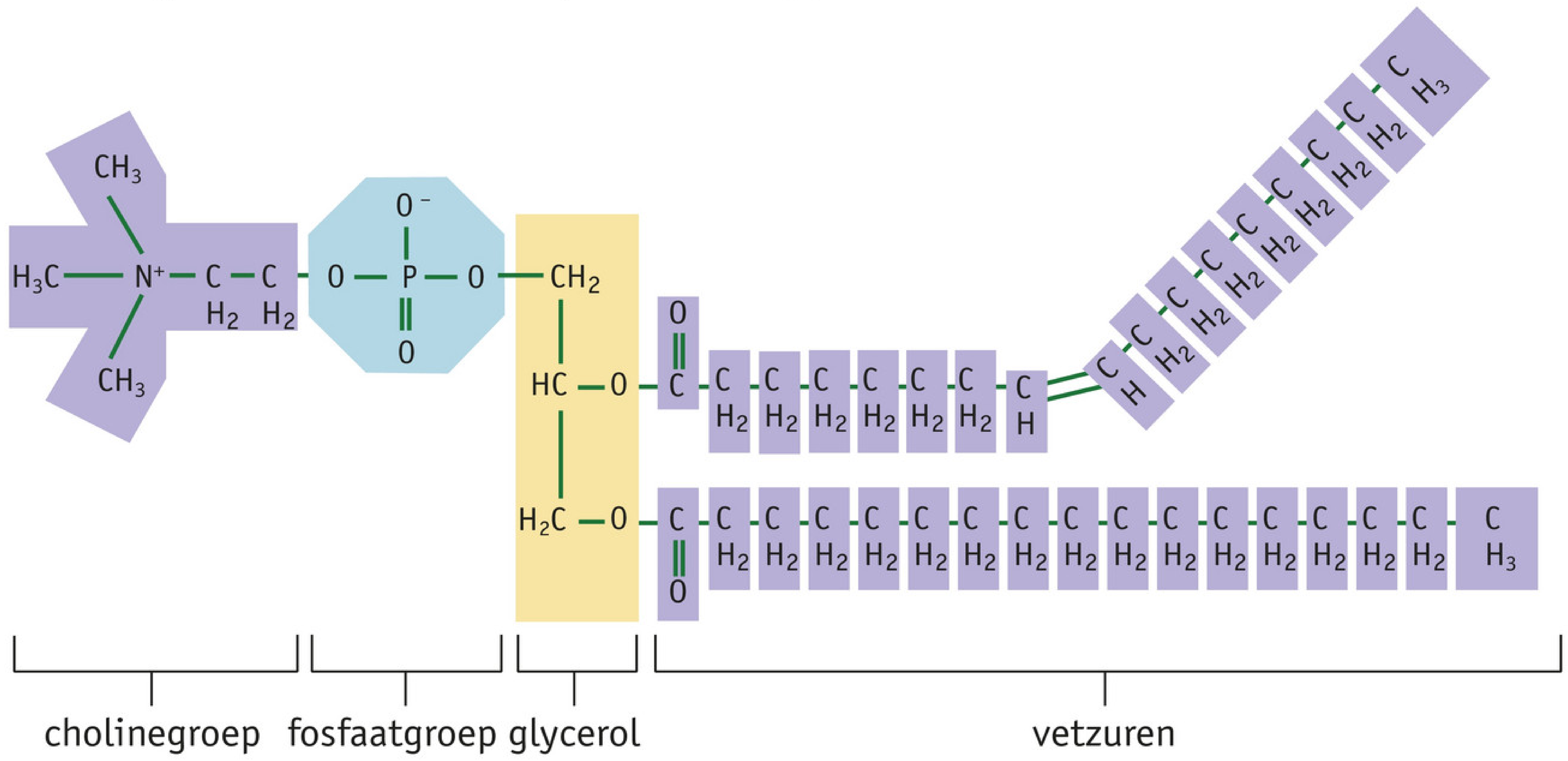
1 structuurformule



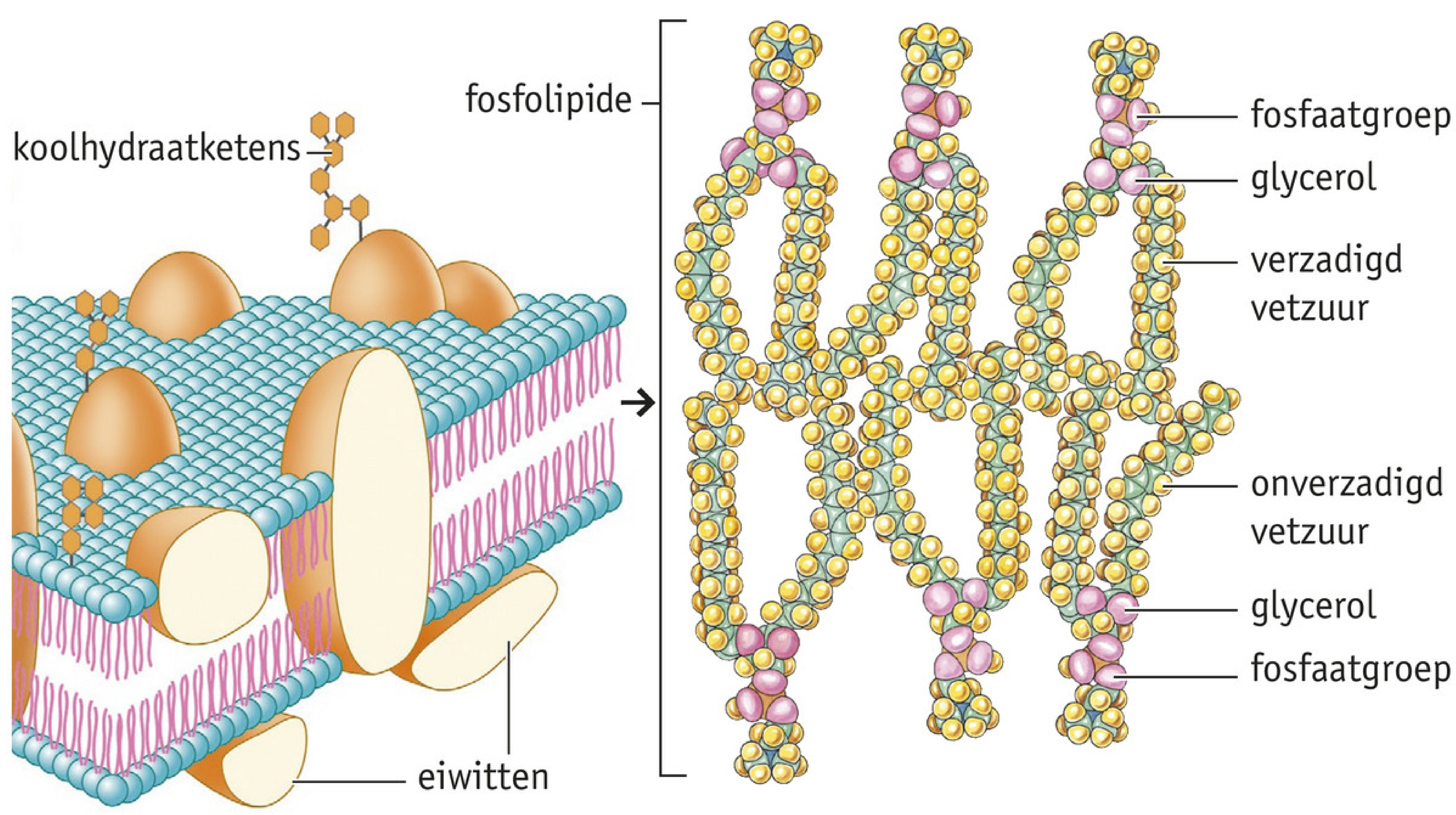
2 ruimtelijke vorm

Membranen bestaan grotendeels uit **fosfolipiden**. Bij fosfolipiden is één vetzuur vervangen door een fosfaatgroep (zie afbeelding 47). De fosfaatgroep wordt aangeduid met P_i, zoals bij ATP. Fosfolipiden hebben een hydrofobe vetzuurstaart en een hydrofiele fosfaatgroep, waaraan nog andere polaire groepen gebonden kunnen zijn. Hierdoor vormen de fosfolipiden een dubbele laag moleculen, met de hydrofiele fosfaatgroepen aan de buitenzijde en de hydrofobe vetzuurstaarten naar elkaar toe aan de binnenzijde (zie afbeelding 48). Door de knikken in de onverzadigde vetzuren ontstaat een onregelmatige bouw, waardoor een membraan erg plooibaar is.

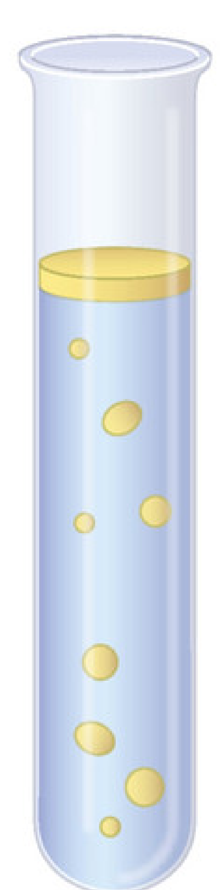
▼ **Afb. 47** Structuur van een fosfolipide.



▶ **Afb. 48** Opbouw van een membraan uit fosfolipiden.



▼ **Afb. 49** Een mengsel van olie en water (geschud).



opdrachten

43 Noteer twee verschillen in molecuulbouw tussen een verzadigd vetzuur en een onverzadigd vetzuur.

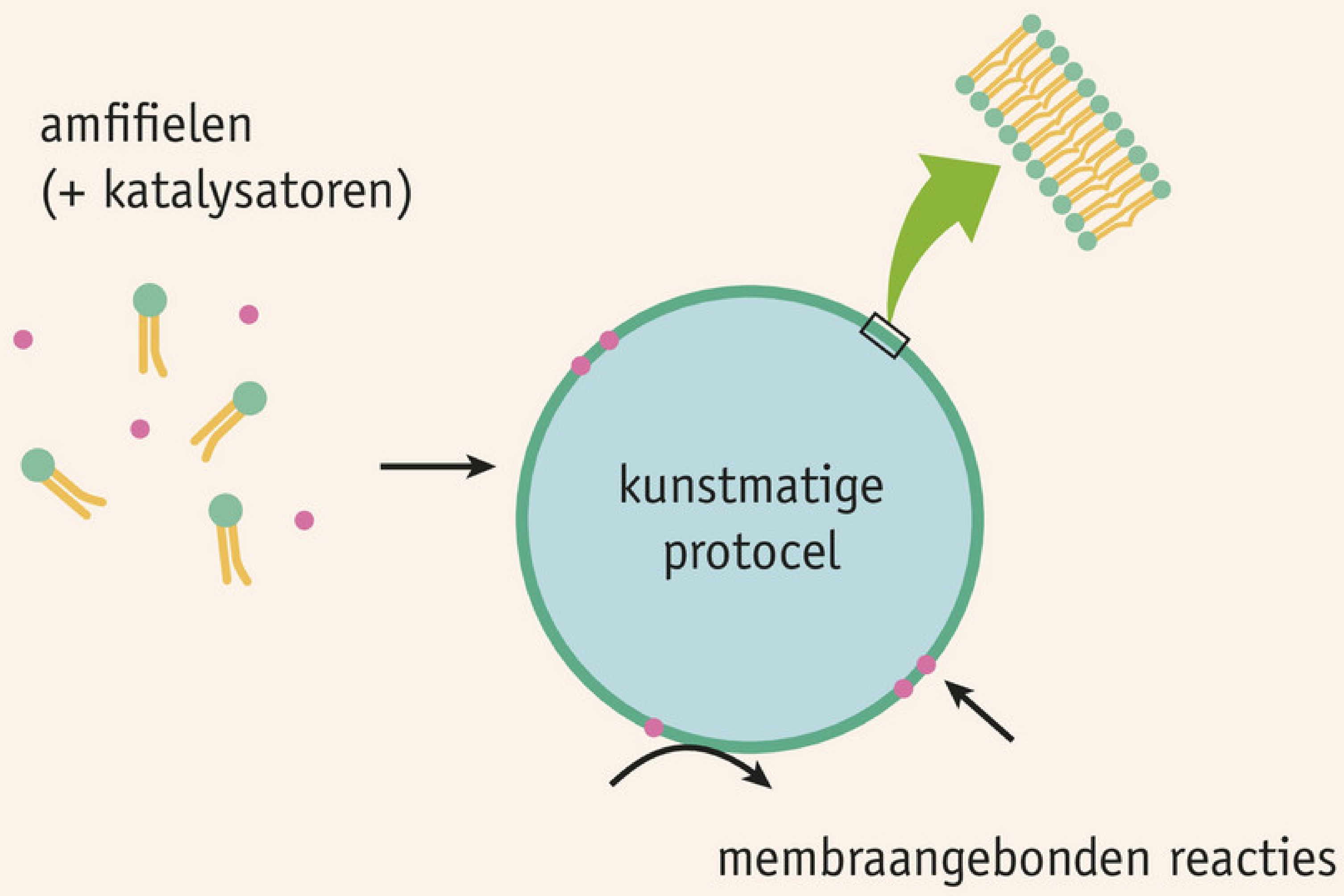
44 Als in een triglyceride het derde vetzuur wordt vervangen door een fosfaatgroep, veranderen de fysische eigenschappen van het lipide ingrijpend. Leg dat uit.

45 Een mengsel van olie en water wordt geschud, waardoor de olie druppels in het water vormt (zie afbeelding 49). Vervolgens wordt een vetzuur toegevoegd, waarna het mengsel opnieuw wordt geschud.
Waar zullen de vetzuurmoleculen zich in dit mengsel bevinden? Leg je antwoord uit.

CONTEXT Beroep

Bouwstenen van evolutie

Al bij het verschijnen van *On the origin of species* vroegen onderzoekers zich af hoe leven kon ontstaan uit een levenloze chemische oersoep. Daar moet wel een chemische evolutie aan vooraf zijn gegaan.
Sijbren Otto is hoogleraar *Systems Chemistry* aan de Rijksuniversiteit Groningen. Hij werkt aan chemische evolutie: ‘Dat begon met een toevallige ontdekking. We vonden kleine eiwitten die uit zichzelf ringetjes konden vormen, en die ringetjes vormden weer stapeltjes.’ Door verschillende bouwstenen aan te bieden aan de groeiende stapeltjes, ontstonden nieuwe typen moleculen met verschillende combinaties van bouwstenen. Dit lijkt op het ontstaan van nieuwe soorten, maar dan op moleculair niveau.
In het vakgebied *Systems Chemistry* onderzoek je mengsels van moleculen die (emergente) eigenschappen vertonen die ook bij organismen voorkomen. Amfifiele moleculen hebben een hydrofiele en een lipofiele kant en vormen in water spontaan een dubbelmembraan. Met behulp van amfifiele en katalytische moleculen (enzymen) maken onderzoekers bijvoorbeeld blaasjes met een reactief oppervlak en een intern milieu dat verschilt van het externe milieu (zie afbeelding 50). De uitdaging is om uit chemische mengsels uiteindelijk levende cellen te creëren.
Bronnen: www.otto-lab.com en P. Walde et al., *Emergent properties arising from the assembly of amphiphiles* (2014).



▶ **Afb. 50** Een kunstmatige protocel, ontstaan uit een chemisch mengsel.

opdrachten

46 Zelfreplicatie van cellen is een samenspel van ingewikkelde moleculen DNA en eiwitten met katalytische werking.
- **a** Waarom moet hieraan wel een chemische evolutie zijn voorafgegaan?
- **b** Een voorwaarde voor het creëren van levende cellen is dat de informatievoorziening en de energievoorziening in de cel geregeld zijn. Welke twee moleculen evolueerden in cellen ten behoeve van deze functies?

47 Zou jij in het vakgebied *Systems Chemistry* willen werken? Leg uit waarom wel of niet.

48 a Vind je het wenselijk om kunstmatig leven te creëren? Licht je antwoord toe met een biologisch of een ethisch argument.
- **b** Geef ook een biologisch of ethisch argument tegen jouw standpunt.
- **c** Bespreek de argumenten in een groepje van vier klasgenoten. Presenteer het standpunt van je groepje voor de klas.

Leerdoelen
- Je kunt de aerobe dissimilatie van glucose beschrijven.
- Je kunt de anaerobe dissimilatie van glucose beschrijven.
- Je kunt de dissimilatie van eiwitten en vetten beschrijven.

5 Dissimilatie

Geen enkel levend wezen kan zonder energie. Energie om stoffen op te nemen, te groeien, te bewegen of voort te planten. Die energie is vaak afkomstig van opgenomen of opgeslagen energierijke stoffen.

AEROBE DISSIMILATIE

Bij dissimilatie (afbraak) van organische stoffen komt de energie die bij assimilatie (opbouw) is vastgelegd, weer beschikbaar. De belangrijkste brandstof in de cellen is glucose. Dissimilatie van glucose met zuurstof noem je aerobe dissimilatie of **verbranding**. Behalve glucose kunnen ook vetten en eiwitten worden verbrand.

$C_6H_{12}O_6 + 6\ O_2 \rightarrow 6\ CO_2 + 6\ H_2O + 30\ ATP$

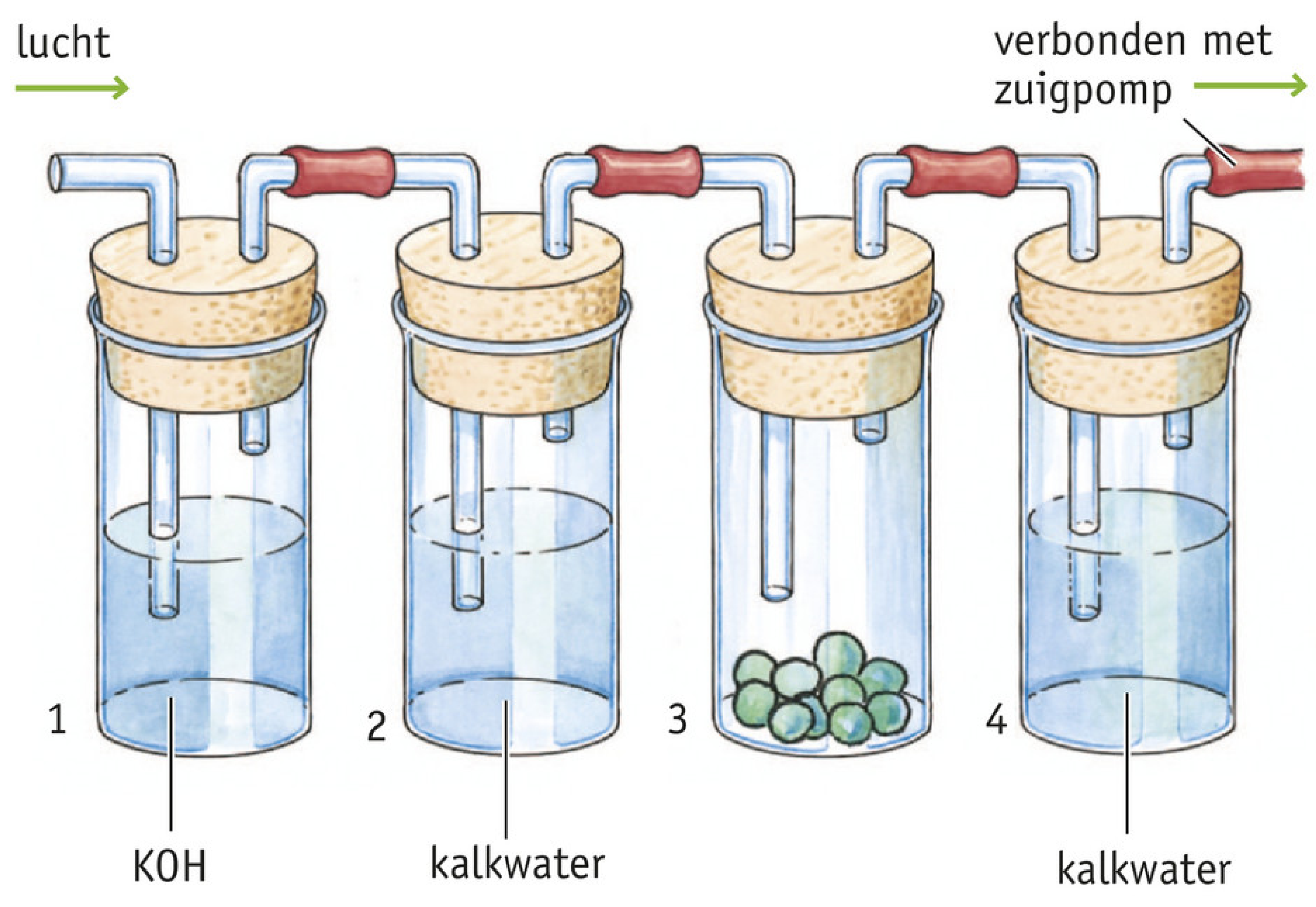
▶▶ PRACTICUMOPDRACHT 5

opdrachten

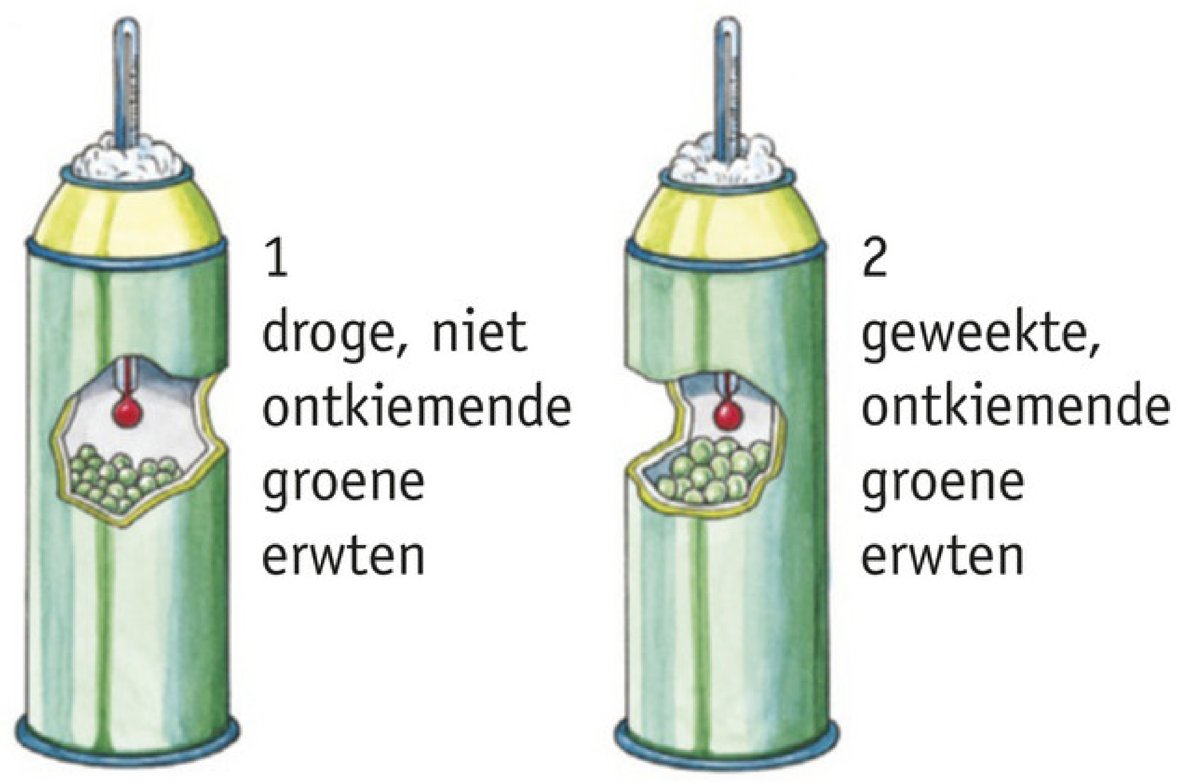
49 Kalkwater is een indicator voor koolstofdioxide. Koolstofdioxide maakt helder kalkwater troebel. In afbeelding 51 is een proefopstelling weergegeven. De kaliumhydroxideoplossing (KOH-oplossing) in buis 1 haalt alle koolstofdioxide uit de lucht. In buis 2 en 4 zit helder kalkwater. In buis 3 zitten kiemende erwten. Buis 4 is verbonden met een pomp die lucht aanzuigt.

a Zal het kalkwater in buis 2 troebel worden? Leg je antwoord uit.
b Zal het kalkwater in buis 4 troebel worden? Leg je antwoord uit.
c Wat is de functie van buis 2 in deze opstelling?

▶ **Afb. 51** Proefopstelling koolstofdioxide.



▼ **Afb. 52** Proefopstelling temperatuur.



50 In twee thermosflessen wordt de temperatuur gemeten bij droge en geweekte erwten (zie afbeelding 52). De flessen worden afgesloten met watten. De thermometers zijn tussen de watten vastgeklemd zodanig dat de schaalverdeling nog afleesbaar is.

a Waarom worden de flessen afgesloten met watten?
b In welke thermosfles is na twee dagen de temperatuur gestegen?
c Verklaar de temperatuurstijging. Gebruik de term ‘aerobe dissimilatie’.

AEROBE DISSIMILATIE VAN GLUCOSE

In de cellen van eukaryoten wordt de energie van één glucosemolecuul omgezet in ongeveer dertig ATP-moleculen. De aerobe dissimilatie van glucose begint in het cytoplasma en wordt voortgezet en afgerond in de mitochondriën.

Bij de aerobe dissimilatie van glucose zijn vier stappen te onderscheiden (zie afbeelding 53):

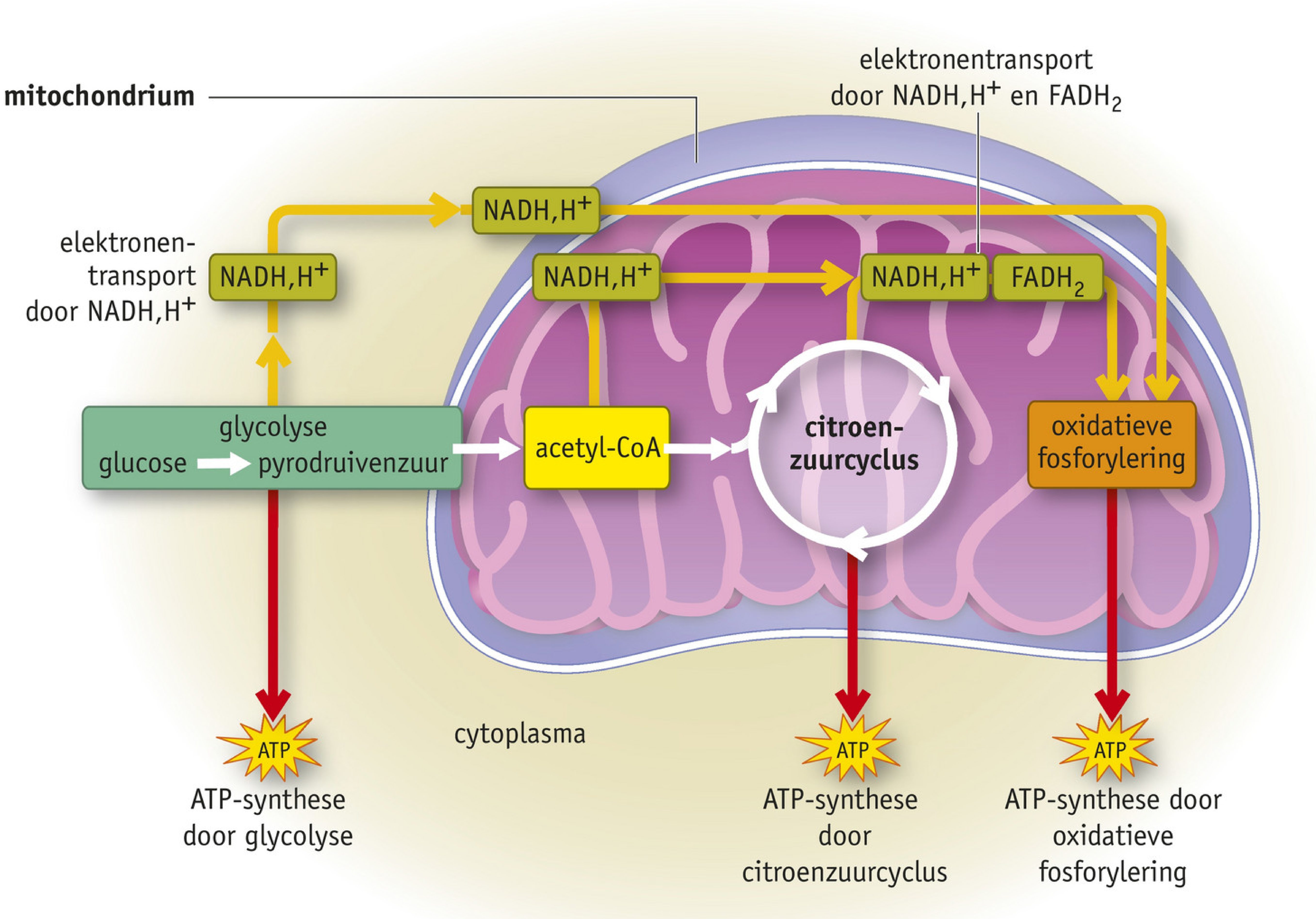
1 De **glycolyse**. Hierbij wordt een glucosemolecuul in twee delen gesplitst, waardoor twee moleculen pyrodruivenzuur ($C_3H_4O_3$) ontstaan. De glycolyse vindt plaats in het cytoplasma en verloopt anaeroob. Pyrodruivenzuur wordt opgenomen in de mitochondriën en verder verwerkt. Voor het passeren van de mitochondriummembranen is energie nodig.

2 De anaerobe vorming van **acetyl-co-enzym A** (acetyl-CoA) door binding van een molecuul pyrodruivenzuur aan co-enzym A. Daarbij splitst een molecuul koolstofdioxide af (**decarboxylering**). Als de acetylgroep de citroenzuurcyclus in gaat, wordt, door binding met oxaalazijnzuur, citroenzuur gevormd.

3 De **citroenzuurcyclus**, ook wel naar de ontdekker **krebscyclus** genoemd. De citroenzuurmoleculen worden verder afgebroken tot CO_2-moleculen en energierijke elektronen, die worden opgenomen door energiedragermoleculen. De citroenzuurcyclus verloopt anaeroob.

4 De **oxidatieve fosforylering**. Hierbij staan de energierijke elektronen in $NADH,H^+$ en $FADH^2$ hun energie geleidelijk af aan de binnenmembranen van de mitochondriën voor de synthese van ATP. Dit is het aerobe deel van de dissimilatie van glucose. Energiearme elektronen en waterstofionen worden uiteindelijk gebonden aan zuurstof.

Afb. 53 Overzichtsschema van de aerobe dissimilatie van glucose.



Glycolyse

De aerobe dissimilatie van glucose start met twee fosforyleringsstappen (binding van fosfaatgroepen) waarbij fructose-1,6-difosfaat wordt gevormd. Per glucosemolecuul is hiervoor de energie nodig van twee ATP-moleculen. De ATP-moleculen leveren ook de benodigde fosfaatgroepen (P_i) voor het difosfaat. Een glucosemolecuul bevat zes koolstofatomen. Bij de glycolyse wordt glucose in een reactieketen van negen stappen gesplitst in twee moleculen pyrodruivenzuur, die elk drie koolstofatomen lang zijn. Dat levert bruto vier ATP-moleculen op, vier energierijke elektronen en vier waterstofionen. De elektronen en waterstofionen worden opgenomen door twee energiedragermoleculen NAD^+ en als $NADH,H^+$ naar de binnenmembranen van de mitochondriën getransporteerd.

$$2\ NAD^+ + 4\ e^- + 4\ H^+ \rightarrow 2\ NADH,H^+$$

De energierijke bindingen van $NADH,H^+$ kunnen worden gebruikt bij de oxidatieve fosforylering voor de vorming van ATP.

opdrachten

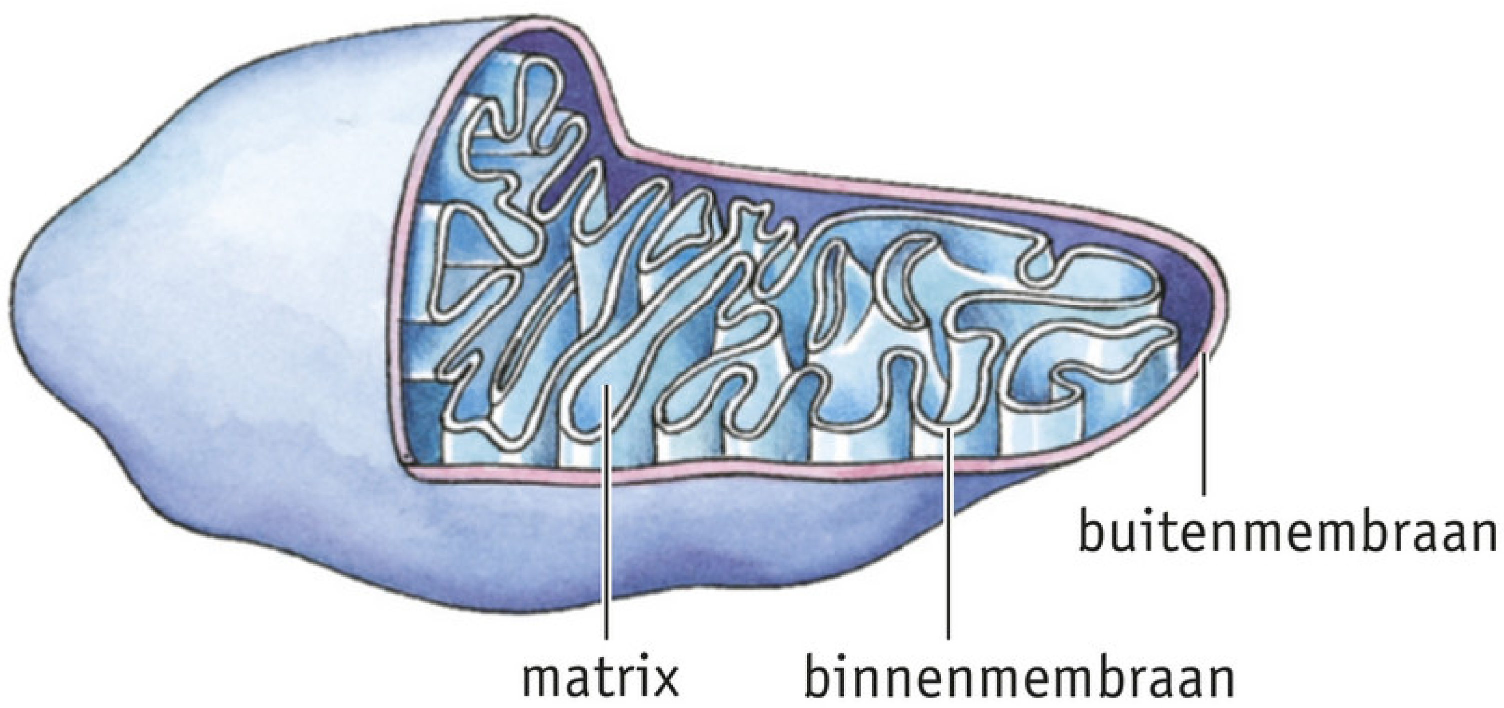
Gebruik de tabel over glycolyse (dissimilatie) in je *Binas*.

51 **a** Wat is bij de glycolyse de netto-opbrengst aan ATP-moleculen per glucosemolecuul?
b Hoeveel moleculen $NADH,H^+$ ontstaan er per glucosemolecuul bij de glycolyse?

52 Welk verschil in functie bestaat er tussen een NAD^+-molecuul en een $NADP^+$-molecuul?

Acetyl-co-enzym A en citroenzuurcyclus

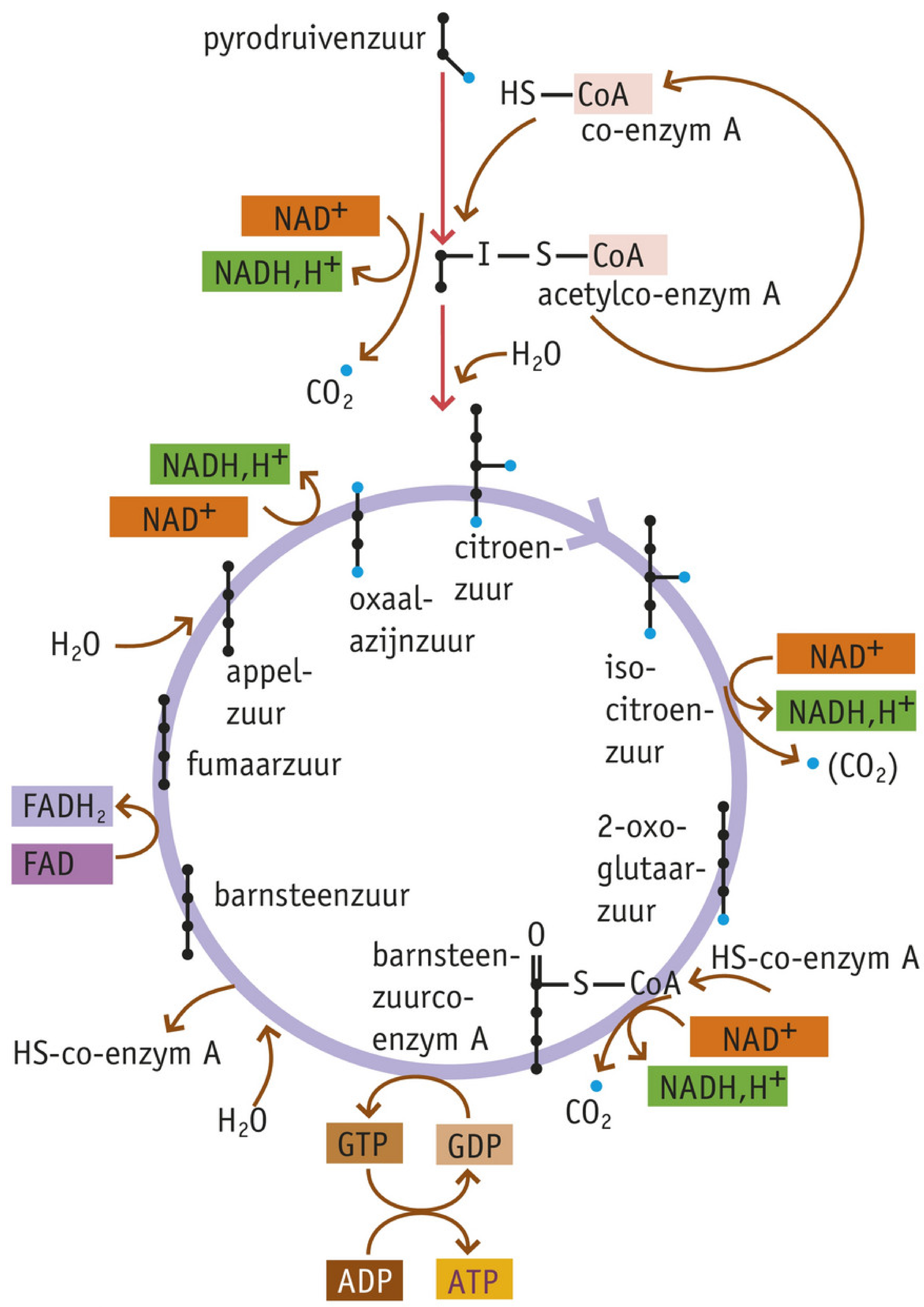
De vorming van acetyl-co-enzym A (acetyl-CoA) en de citroenzuurcyclus vinden plaats in de **matrix**. Dit is de vloeistof die wordt omsloten door het binnenmembraan van de mitochondriën (zie afbeelding 54). Voor de dissimilatie van één glucosemolecuul vinden alle reacties twee keer plaats.
Bij de binding van elk pyrodruivenzuurmolecuul aan co-enzym A tot acetyl-CoA ontstaan een molecuul CO_2 (decarboxylering) en een molecuul $NADH,H^+$.



► **Afb. 54** Een mitochondrium.

De resterende acetylgroep met twee C-atomen wordt opgenomen in de citroenzuurcyclus, waarbij citroenzuur ontstaat (zie afbeelding 55). Co-enzym A komt weer beschikbaar om het volgende molecuul pyrodruivenzuur te binden. Behalve NAD^+ fungeert in de citroenzuurcyclus ook **FAD** (flavine adenine dinucleotide) één keer als energiedrager. Verder wordt chemische energie vastgelegd in een molecuul GTP (guanosinetrifosfaat). Dit molecuul wordt gevormd uit GDP en P_i, op dezelfde manier als een ATP-molecuul wordt gevormd uit ADP en P_i. De energie van een GTP-molecuul kan ook worden overgedragen op een ATP-molecuul. In de citroenzuurcyclus worden watermoleculen opgenomen.

Afb. 55 Schema van de vorming van acetyl-CoA en de citroenzuurcyclus.



Legenda:
- • C-atoom
- • C-atomen die het proces (gaan) verlaten als CO_2 (decarboxylering)

opdracht

53 In afbeelding 55 zijn de afgegeven en opgenomen moleculen aangegeven per molecuul pyrodruivenzuur.

a Bij de vorming van acetyl-CoA en in de citroenzuurcyclus ontstaat koolstofdioxide.
Hoeveel koolstofdioxidemoleculen ontstaan er in totaal bij de dissimilatie van één molecuul pyrodruivenzuur?

b Hoeveel watermoleculen worden er opgenomen in één cyclus?

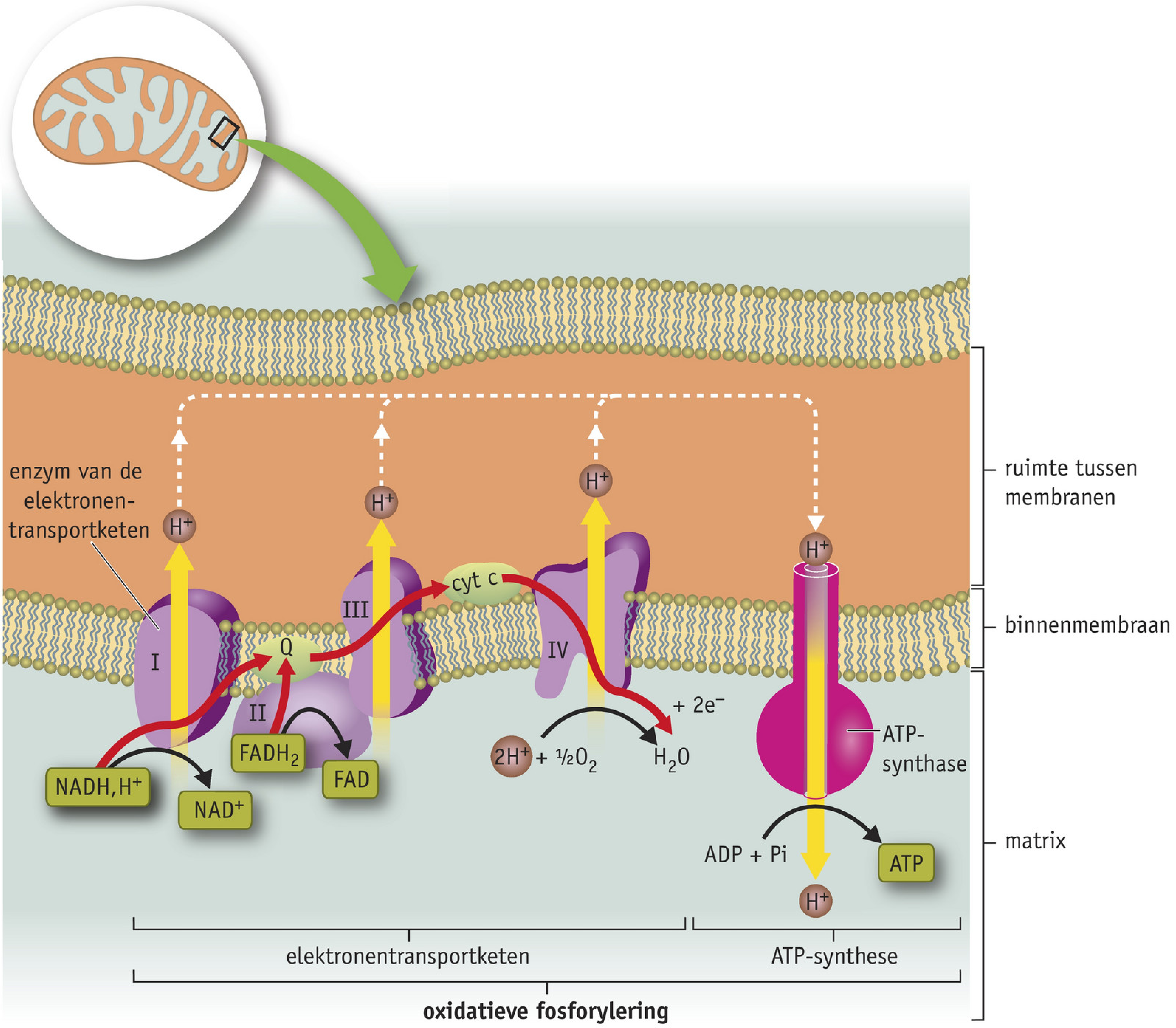
c Als de aerobe dissimilatie van één glucosemolecuul is gevorderd tot aan het eind van de citroenzuurcyclus, bevindt de chemische energie uit het glucosemolecuul zich in een aantal energierijke moleculen: ATP, NADH,H^+ en $FADH_2$.
Maak samen met je buurman/-vrouw een overzichtelijke tabel waarin je, per glucosemolecuul, de volgende informatie verwerkt:
- Hoeveel watermoleculen zijn opgenomen in de citroenzuurcyclus?
- Hoeveel moleculen ATP, NADH,H^+, $FADH_2$ en CO_2 zijn er ontstaan?
- Hoeveel H-atomen komen bij elke stap beschikbaar voor de oxidatieve fosforylering?
- Geef ook aan of de moleculen zijn ontstaan bij de glycolyse, bij de vorming van acetyl-CoA of in de citroenzuurcyclus.

d Wat heb je geleerd van het maken van de tabel?

OXIDATIEVE FOSFORYLERING

De moleculen NADH,H^+ en $FADH_2$ die ontstaan bij de glycolyse en bij de citroenzuurcyclus, bevatten energierijke elektronen. Deze elektronen worden in een keten van reacties doorgegeven aan verschillende elektronenacceptoren die achter elkaar liggen in het binnenmembraan van de mitochondriën (zie afbeelding 56). Daarom wordt deze reactieketen ook wel de **elektronentransportketen** genoemd.

▼ **Afb. 56** De oxidatieve fosforylering.



Bij elke overdracht verliezen de elektronen een beetje van hun energie, die wordt gebruikt om H^+-ionen actief door het binnenste membraan van het mitochondrium naar de vloeistof tussen binnen- en buitenmembraan te transporteren. Het concentratieverschil dat hierdoor aan weerszijden van het binnenmembraan ontstaat, wordt met behulp van het enzym ATP-synthase benut als energiebron voor de synthese van ATP. Op het laatst, als de elektronen vrijwel al hun energie hebben afgegeven, reageren ze met zuurstof (samen met H^+-ionen). Het laatste beetje energie raken ze hierbij kwijt in de vorm van warmte. De elektronen komen uiteindelijk terecht in een watermolecuul.

ENERGIEOPBRENGST

Bij de oxidatieve fosforylering kunnen per NADH,H^+-molecuul 3 ATP-moleculen ontstaan en per $FADH_2$-molecuul 2 ATP-moleculen. Per glucosemolecuul ontstaan 10 NADH,H^+-moleculen en 2 $FADH_2$-moleculen. Hieruit kunnen 34 ATP-moleculen ontstaan. Samen met de 4 ATP-moleculen uit de glycolyse en de citroenzuurcyclus kunnen er bij de aerobe dissimilatie maximaal 38 ATP-moleculen ontstaan.
In werkelijkheid wordt dit maximum niet gehaald. Er is bijvoorbeeld energie nodig voor het transport van pyrodruivenzuur en van elektronen vanuit het cytoplasma naar de matrix van het mitochondrium en voor het transport van ATP vanuit de mitochondriën naar het cytoplasma. Daarom is 30 tot 32 ATP-moleculen per molecuul glucose een redelijke schatting van de opbrengst van de aerobe dissimilatie.

opdrachten

Gebruik bij deze opdrachten afbeelding 56.

54 **a** Leg uit dat bij afbeelding 56 sprake is van fosforylering.
b Een gedeelte van de energie uit glucose wordt niet omgezet in ATP. Welke vorm van energie ontstaat naast ATP nog meer?

55 **a** Hoeveel watermoleculen zijn per glucosemolecuul opgenomen bij de citroenzuurcyclus?
b Hoeveel watermoleculen ontstaan bij de oxidatieve fosforylering uit de energierijke elektronen en de waterstofionen afkomstig van de dissimilatie van één glucosemolecuul?
c Geef de brutoreactievergelijking van de aerobe dissimilatie van glucose. Neem hierin zowel de watermoleculen van opdracht 55a als die van opdracht 55b op.

56 Bij een experiment wordt glucose gebruikt waarvan de zuurstof radioactief is.
a In welke stof kan na de aerobe dissimilatie radioactiviteit worden aangetoond? Leg je antwoord uit.
b In welke stof kan radioactiviteit worden aangetoond als glucose wordt gebruikt waarvan de waterstof radioactief is? Leg je antwoord uit.

57 Tussen de mitochondriën en het omringende cytoplasma vindt uitwisseling van stoffen plaats. Enkele stoffen die in het cytoplasma voorkomen, zijn zuurstof, koolstofdioxide en water.
Van welke van deze stoffen zullen er per tijdseenheid meer zuurstofatomen een mitochondrium in gaan dan eruit gaan? Leg je antwoord uit.

58 De verbrandingswarmte van een mol glucose bedraagt 2816 kJ. Voor de vorming van een mol ATP is (afgerond) 31 kJ nodig.

a Bereken hoeveel procent van de energie die bij de aerobe dissimilatie van glucose beschikbaar komt, maximaal in ATP wordt vastgelegd.

b Energiedranken bevatten ongeveer 10 g suiker per 100 mL.
Bereken hoeveel gram ATP in je lichaam kan worden gevormd uit 250 mL energiedrank. Ga ervan uit dat alle suikers uit energiedrank in de cellen worden omgezet in ATP, dat de molecuulformule voor suiker $C_6H_{12}O_6$ is en die voor ATP $C_{10}H_{16}N_5O_{13}P_3$ (zie basisstof 1).

59 Ook bij de glycolyse vindt fosforylering plaats.

a Waarom wordt de fosforylering van afbeelding 56 oxidatief genoemd, en die van de glycolyse niet?

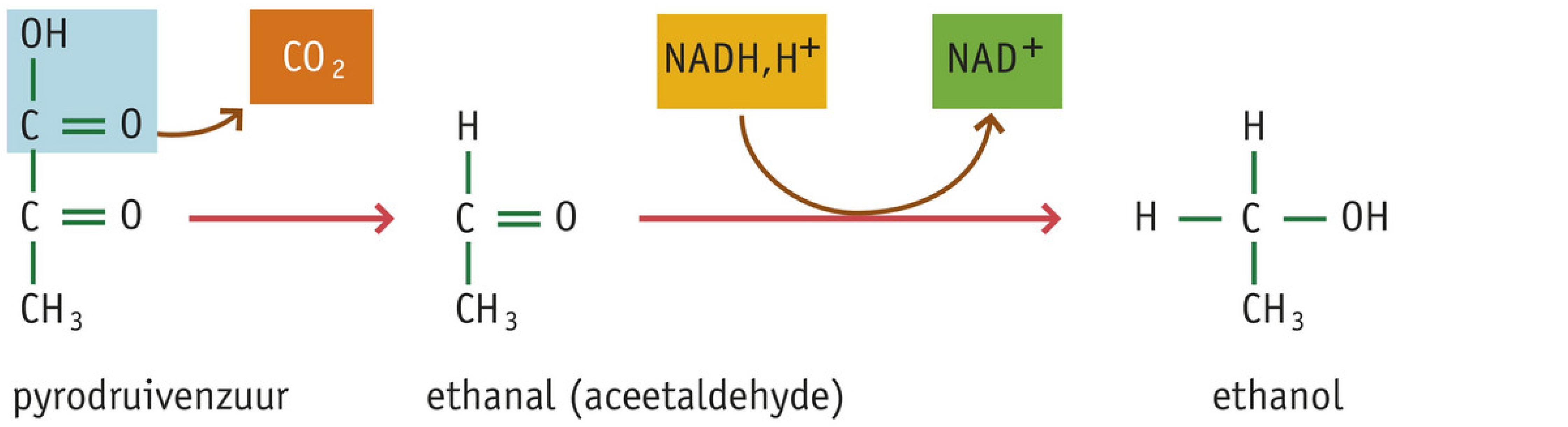
b Het proces van fotofosforylering bij de fotosynthese lijkt op de oxidatieve fosforylering.
Noem een overeenkomst en twee verschillen tussen de fotofosforylering en de oxidatieve fosforylering.

c Fosforylering (geldt zowel voor foto- als voor oxidatieve fosforylering) is een voorbeeld van chemiosmose. Leg dat uit.

Anaerobe dissimilatie van glucose

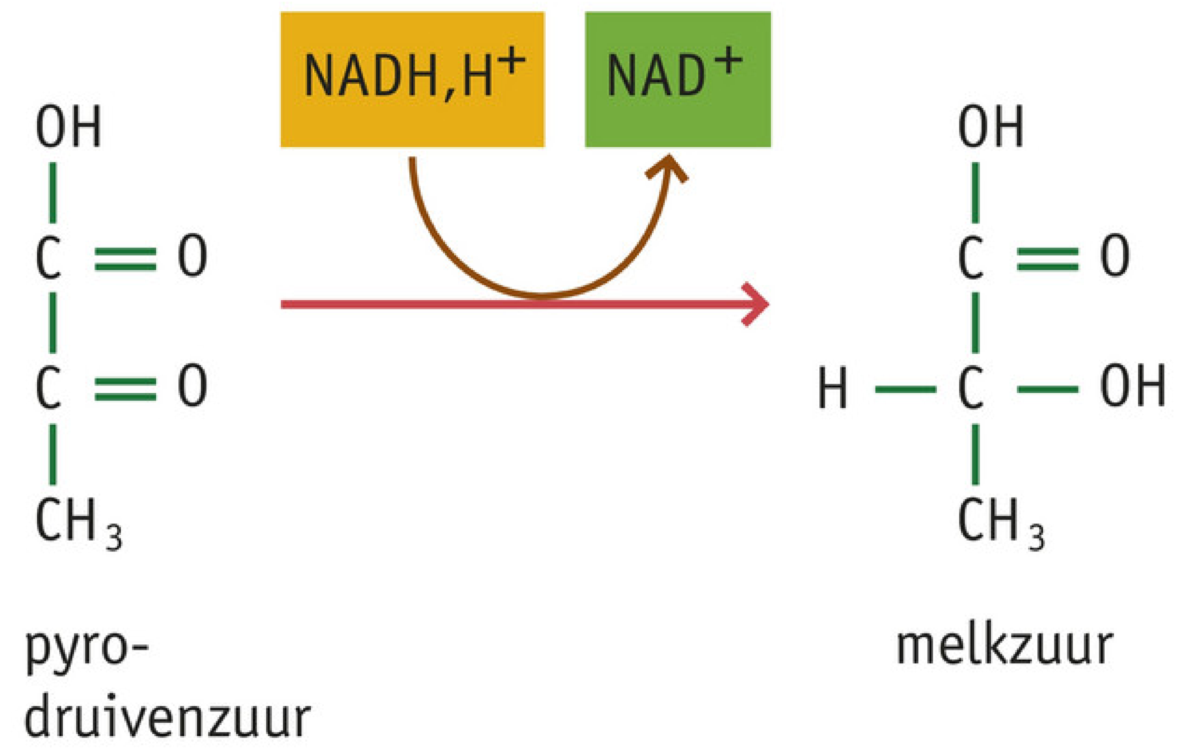
De anaerobe dissimilatie van glucose wordt meestal **gisting** genoemd. Gisten en melkzuurbacteriën verkrijgen onder anaerobe omstandigheden hun energie door gisting.
Bij gisting verkrijgen organismen alleen ATP uit de glycolyse. Bij de glycolyse ontstaan per glucosemolecuul twee moleculen pyrodruivenzuur en netto twee ATP-moleculen. Voor heterotrofe soorten die slechts weinig energie nodig hebben en beschikken over een grote hoeveelheid voedsel, is dit voldoende om te overleven.
Bij de glycolyse worden elektronen overgedragen aan de energiedrager NAD^+, waarbij NADH,H^+ ontstaat. Als er geen NAD^+ wordt teruggevormd, zal de gisting snel stoppen. Cellen die hun energie door gisting verkrijgen, moeten NADH,H^+ omzetten in NAD^+. Dit kan gebeuren door de vorming van ethanol of van melkzuur uit pyrodruivenzuur.
Gisten zetten, na glycolyse, pyrodruivenzuur om in CO_2 en ethanol (C_2H_5OH, een alcohol). Deze vorm van anaerobe dissimilatie van glucose wordt **alcoholgisting** genoemd (zie afbeelding 57). Eerst wordt een van de drie koolstofatomen van pyrodruivenzuur afgesplitst, waarbij koolstofdioxide en ethanal ontstaan. Daarna vindt een reactie plaats waarbij ethanal en NADH,H^+ worden omgezet in ethanol en NAD^+. Bij de bereiding van bier, wijn en brood vindt alcoholgisting plaats. De gasbelletjes in bier en in mousserende wijn (bijvoorbeeld champagne) bevatten koolstofdioxide dat is ontstaan bij de alcoholgisting.

Afb. 57 Alcoholgisting.



Melkzuurbacteriën zetten, na glycolyse, pyrodruivenzuur om in **melkzuur** ($C_3H_6O_3$). Bij deze reactie wordt NADH,H^+ omgezet in NAD^+ (zie afbeelding 58). Deze vorm van anaerobe dissimilatie van glucose wordt **melkzuurgisting** genoemd. Melkzuurbacteriën worden onder andere gebruikt bij de productie van kaas, yoghurt en zuurkool. Melkzuurgisting leidt tot verzuring van voedingsproducten.

Afb. 58 Melkzuurgisting.



Ook bij veel dieren en bij mensen kan door melkzuurgisting verzuring ontstaan, vooral in de spieren. Dit gebeurt als er meer energie nodig is dan de aerobe dissimilatie kan leveren, bijvoorbeeld bij sporters die een eindsprint inzetten. Door zuurstoftekort in de spieren stagneert dan de oxidatieve fosforylering. Doordat glycolyse weinig ATP oplevert per glucosemolecuul, wordt er in korte tijd veel glucose omgezet in pyrodruivenzuur. De vier waterstofatomen die per glucosemolecuul ontstaan, worden opgenomen door NAD^+. Pyrodruivenzuur en NADH,H^+ accumuleren in het cytoplasma. Door de omzetting van pyrodruivenzuur en NADH,H^+ in melkzuur komt NAD^+ weer beschikbaar voor de opname van waterstofatomen. Melkzuur wordt via de bloedsomloop afgevoerd naar de lever. Daarnaast kunnen de spieren verzuren door de omzetting van veel ATP in ADP. Daarbij ontstaat per omgezet molecuul ATP een molecuul fosforzuur (H_3PO_4). Fosforzuur verliest gemakkelijk waterstofionen, waardoor de H^+-concentratie toeneemt. Anaerobe dissimilatie en dissimilatie van ATP kunnen zo leiden tot verzuring.

Afb. 59 Deze sporter komt op adem na een zware wedstrijd.



opdrachten

60 Waarom kunnen organismen die hun energie door gisting verkrijgen, NADH,H^+ niet op dezelfde manier omzetten in NAD^+ als bij de aerobe dissimilatie?

61 Melkzuur ontstaat onder zuurstofarme omstandigheden in grote hoeveelheden in de spieren.

- **a** Leg uit dat het voor het lichaam efficiënter is om dit melkzuur in de lever ten koste van ATP weer om te zetten in glucose, dan het via de nieren uit te scheiden.
- **b** In het cytoplasma en in de weefselvloeistof van de spieren is een hoeveelheid zuurstof opgelost. Tijdens de 100 m sprint is deze hoeveelheid al na twee tot drie seconden verbruikt.
 Op welke manieren wordt tijdens de 100 m sprint achtereenvolgens energie omgezet in de spieren?
- **c** Na een grote inspanning blijven sporters minuten lang uithijgen (zie afbeelding 59).
 Leg uit waarvoor dit nodig is.

▼ **Afb. 60** Wijnvaten met watersloten.



62 Wijn kun je maken in een vat of fles met een waterslot (zie afbeelding 60). Een waterslot laat gasbellen uit het vat ontsnappen, maar laat geen lucht van buitenaf het vat binnenkomen.

a Waarom mag geen lucht van buitenaf het vat binnenkomen?

b Bij de productie van wijn stopt de alcoholgisting wanneer een alcoholpercentage van 13 tot 14% is bereikt.
Waardoor stopt dan het gistingsproces?

63 Gewone bakkersgist kan worden gebruikt om glucose en sacharose te vergisten tot de biobrandstof ethanol. Voor die eenvoudige omzetting zijn in de gistcel zo'n twaalf tot vijftien eiwitten nodig. Door het inbouwen van genen uit een schimmel en een melkzuurbacterie maakten onderzoekers aan de TU Delft gistvarianten die ook monosachariden zoals xylose en arabinose uit restafval kunnen omzetten in ethanol. In een fabriek in Iowa in de Verenigde Staten wordt met deze genetisch gemodificeerde gistvariant jaarlijks tachtig miljoen liter ethanol vervaardigd uit maïsafval.

a Wat is de functie van de eiwitten die nodig zijn voor omzetting van glucose en sacharose in ethanol?

b Het gebruik van gewone bakkersgist kan leiden tot concurrentie tussen voedsel- en brandstofproductie. Bij gebruik van de genetisch gemodificeerde gist is de geproduceerde brandstof wel volledig duurzaam. Leg dat uit.

c De genetisch gemodificeerde gistvariant is een voorbeeld van 'advanced metabolic engineering'.
Zoek op wat hieronder wordt verstaan.

d Op welke manier zou metabolic engineering een bijdrage kunnen leveren aan een duurzame economie?

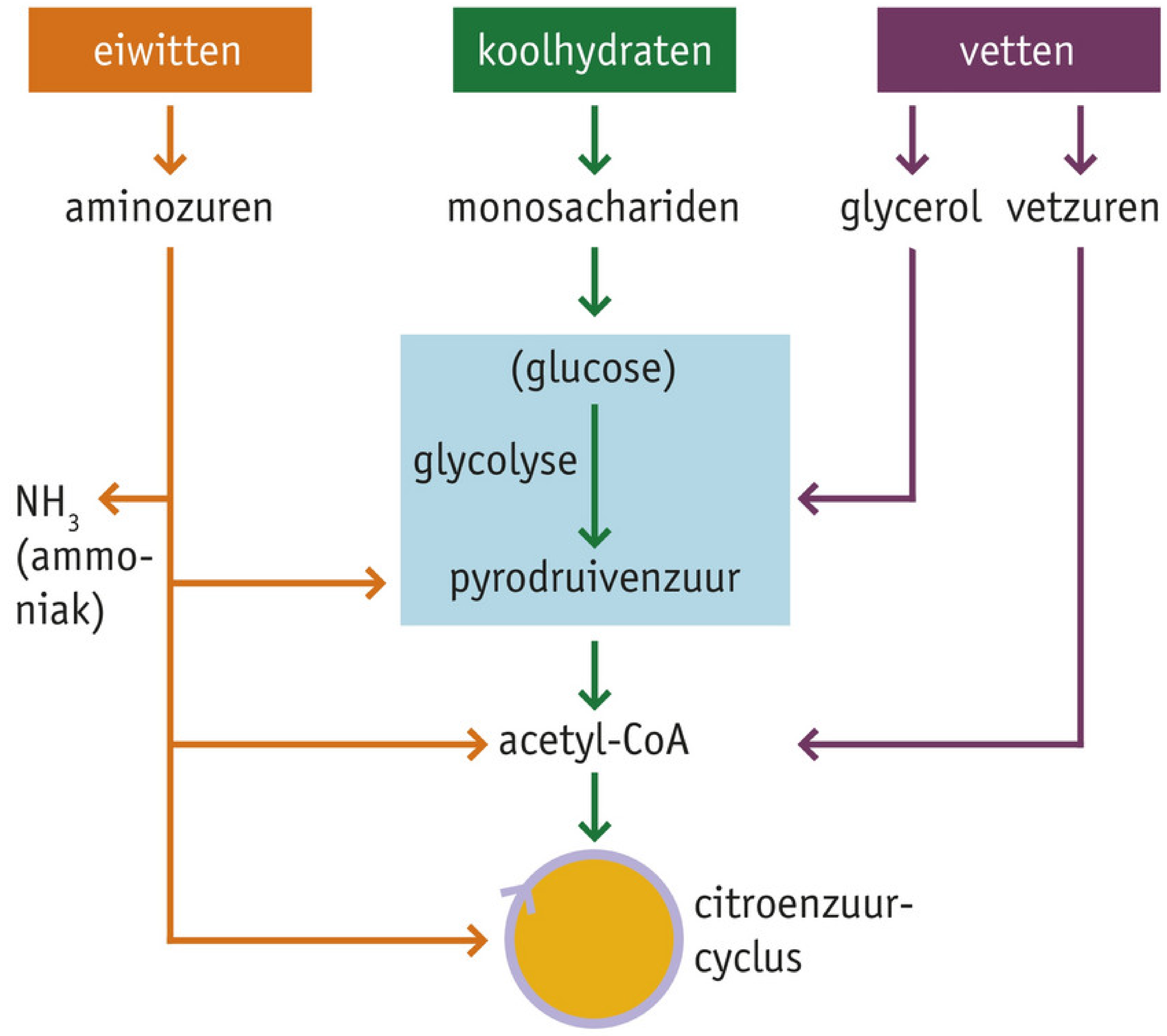
AEROBE DISSIMILATIE VAN KOOLHYDRATEN, EIWITTEN EN VETTEN

In cellen wordt niet alleen glucose gedissimileerd. Ook andere koolhydraten, eiwitten en vetten worden gedissimileerd.

- Koolhydraten worden eerst omgezet in monosachariden, vooral glucose.
- Eiwitten worden bij de dissimilatie eerst gesplitst in aminozuren. Van de aminozuren wordt de aminogroep afgesplitst en omgezet in ammoniak (NH_3). Bij de dissimilatie van aminozuren kan ook zwavel ontstaan. De overgebleven koolstofketen kan worden omgezet in pyrodruivenzuur, in azijnzuur (zoals acetyl-CoA) of in andere stoffen die in de citroenzuurcyclus verder worden gedissimileerd.
- Vetten worden bij de dissimilatie eerst gesplitst in glycerol en vetzuren. Glycerol kan in cellen worden omgezet in pyrodruivenzuur, dat verder aeroob kan worden gedissimileerd. Als in een cel geen grote behoefte is aan energie, kan glycerol ook worden omgezet in glucose en vervolgens in glycogeen. Dit wordt opgeslagen als energiereserve. Van de vetzuren worden telkens moleculen afgesplitst die twee C-atomen bevatten (C_2-moleculen). Daarna worden de C_2-moleculen omgezet in acetyl-CoA, dat kan binnentreden in de citroenzuurcyclus.

Bij de aerobe dissimilatie van vetten komt veel meer energie vrij dan bij de aerobe dissimilatie van koolhydraten of eiwitten. Dit wordt veroorzaakt door het relatief grote aantal waterstofatomen per gram vet.

In afbeelding 61 zijn de verschillende dissimilatiemogelijkheden samengevat.



Afb. 61 Dissimilatie van koolhydraten, eiwitten en vetten.

opdrachten

64 Welke stoffen leveren bij aerobe dissimilatie per gram het meeste ATP op: koolhydraten, eiwitten of vetten?

65 Een mossel hecht zich vast aan de ondergrond en brengt grote delen van zijn leven op dezelfde plaats door. Een mossel slaat in zijn lichaam als energiereserve vooral glycogeen op. Vogels slaan als energiereserve vooral vetten op.
Leg uit dat dit verschil samenhangt met de levenswijze van de dieren.

66 Carnitine is een stof die vetzuren door membranen kan transporteren ten behoeve van de dissimilatie.
In welke membranen in cellen zal carnitine zeker voorkomen? Leg je antwoord uit.

CONTEXT Leefwereld

Fermenteren met smaak

▼ **Afb. 62** Zelf fermenteren.



Fermenteren is een veelgebruikte manier om voedsel te verduurzamen (zie afbeelding 62). Melkzuurbacteriën veranderen kool en melk in zuurkool, kaas en yoghurt. Hierdoor blijven rottingsbacteriën buiten de deur.
Het vergisten van suikers in melkzuur of alcohol heet fermenteren. Bier en speciale kaasjes zijn fermentatieproducten. Al deze voedingsmiddelen zijn gemaakt met behulp van bacteriën, gisten of schimmels die ons voedsel lekkerder en beter houdbaar maken. De reducenten produceren enzymen die ervoor zorgen dat de zuurgraad, smaak, geur, uiterlijk, verteerbaarheid en de houdbaarheid veranderen. Yoghurt kun je eenvoudig zelf maken door melkzuurbacteriën toe te voegen aan melk. Dat kan met allerlei soorten melk, zoals koemelk, geitenmelk of zelfs sojamelk. Daar voeg je melkzuurbacteriën aan toe, waarvan verschillende mengsels te verkrijgen zijn. Je moet de melk wel eerst even verhitten tot 80 °C, laten afkoelen en in een goed schoongemaakte pot doen voordat je de bacteriecultuur toevoegt. Afgedekt laten staan bij 40 °C en na een nacht is je yoghurt klaar. Door de yoghurt in een kaasdoek te laten uitlekken, ontstaat hangop. Het vocht, de wei, kun je goed gebruiken voor het inmaken van groenten. Eet smakelijk!

opdracht

67 Yoghurt is langer houdbaar dan melk.

- **a** Leg uit waardoor dat komt.
- **b** Zuurkool en yoghurt die je in de supermarkt koopt, zijn gepasteuriseerd. Wat is pasteuriseren en waarom gebeurt dat?
- **c** Voor mensen met lactose-intolerantie is het beter om de yoghurtkweek langer te laten staan. Leg dat uit.
- **d** Is het beter om de yoghurtkweek luchtdicht af te sluiten of om de pot open te laten?
- **e** Sommige mensen beweren dat zelfgemaakte yoghurt gezonder is, doordat deze probiotica bevat die goed zijn voor je darmflora. Leg dat uit.

Je hebt nu de basisstof van dit thema doorgewerkt.

- Controleer met het uitwerkingenboek of je de basisstofopdrachten goed hebt uitgevoerd.
- Je kunt nu verdergaan met de digitale oefentoets. Je kunt de samenvatting en flitskaarten gebruiken om je hierop voor te bereiden.
- Na de digitale oefentoets kun je de paragraaf Samenhang, de examentrainer en de verrijkingsstof doen.

Leerdoelen

- Je kunt de rol van stofwisseling in de rundveehouderij toelichten voor verschillende organisatieniveaus van de biologie.
- Je kunt de biologische vakvaardigheden evolutionair, ecologisch en vorm-functiedenken toepassen op de stofwisseling van runderen.

▼ **Afb. 1** Koe met rugzak.



Koe neemt gas terug

Bij de vertering in de maag van herkauwers ontstaat methaan, dat vooral via de bek, maar ook via de anus ontsnapt. Een koe produceert per jaar ongeveer 175 kg methaangas. Methaangas is een sterker broeikasgas dan koolstofdioxide.

Het aandeel van de veehouderij in het versterkte broeikaseffect ligt tegen de 15%. Volgens de FAO (de Food and Agriculture Organization van de VN) is dat grotendeels toe te schrijven aan ontbossing ten behoeve van de veevoerproductie. Maar voor een aanzienlijk deel ligt het ook aan de methaanuitstoot. Het meeste methaan ontstaat bij de voedselvertering in de pens van de koe. In de pens wordt vezelrijk voedsel via fermentatie afgebroken. Daarbij ontstaat waterstof. Als waterstof ophoopt, remt het de vergisting. Bepaalde micro-organismen (archaea) verwijderen de waterstof. Ze laten het met CO_2 reageren tot methaan, dat vervolgens ontsnapt door de bek en anus van de koe.

Methaan (CH_4, aardgas, biogas) is een energierijk gas. Er zijn dan ook experimenten uitgevoerd om het koeiengas op te vangen in zakken (zie afbeelding 1). Bij de huidige gasprijs is dat echter niet rendabel. Het winnen van het gas uit een hele stal zou dat misschien wel kunnen zijn, maar dat levert weer explosiegevaar op. Ondertussen wordt van alles geprobeerd om de methaanuitstoot van koeien te verminderen.
Het toevoegen van methaanremmers als nitraat (NO_3) aan het voer blijkt een afname van 15 tot 30% op te leveren. De onderzoekers hadden verwacht dat die afname ten goede zou komen aan de melkproductie, maar dat was niet het geval. De dieren die methaanremmers kregen, groeiden wel sneller in vergelijking met de controlegroep.
Een andere mogelijkheid is om de dieren minder vezelrijk voedsel te geven. Je zou herkauwers meer in weiden met jong gras kunnen laten grazen. Jong gras is kort en heeft nog weinig lignine. Dat is de stof die de stengel verstevigt, maar die ook de verteerbaarheid van gras vermindert: hoe meer lignine, hoe meer methaan.
Verder kun je het aandeel zetmeel vergroten. In Nederland is daarom de afgelopen jaren meer snijmaïs door het voer gemengd. Maar te veel zetmeel is ook weer niet goed, want dan verzuurt de pens te veel en dat vertraagt de vertering.
Nog een maatregel is het goed inkuilen van het voer. Als je het gras te nat inkuilt, kan het gaan schimmelen. Bij beschimmeld voer verloopt de fermentatie minder goed en neemt de koe minder voedingsstoffen uit het voer op. Dat is nadelig voor de melkproductie.

Door al deze maatregelen moet de methaanuitstoot van herkauwers met zeker 30 tot 40% terug te brengen zijn. Met anderhalf miljard koeien wereldwijd nemen die dan aardig wat gas terug.

Organisatie-niveau	Begrip
Biosfeer	
Ecosysteem	
Populatie	
Organisme	
Orgaanstelsel	
Orgaan	
Cel	
Molecuul	

1 Neem de tabel over en vul de begrippen in bij het juiste organisatieniveau. Kies uit: *archaeon – broeikaseffect – broeikasgas – gras – koe – lignine – methaangas – nitraat – ontbossing – pens – pensbacteriën – veevoerproductie – vergisting – voedselvertering – waterstof – zetmeel*.

2 Lignine is een polysacharide.
- **a** Via welke organen heeft het gras de stoffen opgenomen om lignine te assimileren?
- **b** Leg uit hoe vezelrijk veevoer door fermentatie wordt afgebroken.
- **c** Aan welke voorwaarden moet zijn voldaan voor een goede vertering in de pens van de koe?
- **d** Leg uit waardoor een toename van de waterstofconcentratie de vergisting remt.

3
- **a** Verklaar dat het te gevaarlijk is om methaangas in een grote ruimte als een stal te verzamelen.
- **b** Waarom is er een vonk nodig om methaangas tot ontploffing te brengen?

4 Als je melk verteert, komen aminozuren uit de melk in je lichaam.
- **a** Van welke belangrijke groep bouwstoffen in je lichaam gaan die aminozuren deel uitmaken?
- **b** Wat gebeurt er in je lichaam met te veel opgenomen aminozuren?
- **c** Melk bevat ook lactose (melksuiker). Lactose is het substraat van een enzym in ons verteringsstelsel dat lactose afbreekt tot twee moleculen glucose. Welk verteringsenzym kan lactose afbreken?

5 Om te kunnen bestaan wisselen wij voortdurend stoffen en energie uit met onze omgeving.
- **a** Vind je jezelf daardoor een geheel met je omgeving of toch een onafhankelijk individu?
- **b** Inventariseer hoeveel klasgenoten zich een geheel voelen met de omgeving en hoeveel een onafhankelijk individu.

6 Een C-atoom wordt opgenomen door een grasplantje en uiteindelijk door jou uitgeademd.
Beschrijf in een logische volgorde de stofwisselingsprocessen in cellen en de organismen die dit C-atoom heeft doorlopen.

7 Het systeem gras, koe en bacteriën is in staat om het broeikasgas CO_2 om te zetten in methaan.
- **a** Leg uit dat hierdoor het versterkte broeikaseffect toeneemt.
- **b** Licht toe dat methaan uit milieuoogpunt beter kan worden verbrand dan ontsnappen naar de atmosfeer.

8 De onderzoekers hadden verwacht dat de verminderde methaanproductie ten goede zou komen aan de melkproductie.
- **a** Leg uit waarop die verwachting was gebaseerd.
- **b** Bereken hoeveel ton methaangas door de koeien jaarlijks wereldwijd maximaal, door alle maatregelen samen, minder kan worden uitgestoten.

Practica

practicumopdracht 1

De intensiteit van de basale stofwisseling bepalen

BASISSTOF 1

MATERIAAL
- een spirometer
- een personenweegschaal
- een rekenmachine

Bij elk organisme vindt voortdurend stofwisseling plaats. Bij dieren en mensen is het zuurstofverbruik een maat voor de intensiteit van de dissimilatie. In deze practicumopdracht onderzoek je de intensiteit van de dissimilatie in rust bij meisjes en jongens.

ONDERZOEKSVRAAG

Is de intensiteit van de basale stofwisseling bij een meisje hoger dan, lager dan of gelijk aan die van een jongen?

HYPOTHESE

Er is geen verschil in de basale stofwisseling van meisjes en jongens.

METHODE

Bepaal met behulp van de spirometer het totale ademvolume gedurende een minuut van een meisje en een jongen in rust.
- Stel de spirometer op nul. Laat elke proefpersoon gedurende een halve minuut uitademen door de spirometer.
- Bepaal het gewicht van de proefpersonen.
- Noteer de totale hoeveelheid uitgeademde lucht.
- Bereken de hoeveelheid verbruikte zuurstof per minuut in liter. Ingeademde lucht bevat, afgerond, 20% zuurstof. Ga ervan uit dat een kwart van de zuurstof in de ingeademde lucht wordt verbruikt.

RESULTAAT
- Noteer de uitslag van de spirometer bij een meisje en bij een jongen.
- Bereken de intensiteit van de stofwisseling in $L(O_2) \cdot min^{-1} \cdot kg^{-1}$ bij een meisje en bij een jongen.

CONCLUSIE

Beantwoord de volgende vraag.

1 Welke conclusie kun je trekken uit de vergelijking van de hypothese met de resultaten?

DISCUSSIE

Beantwoord de volgende vraag.

2 Op welke manieren zou je het resultaat van de bepaling betrouwbaarder kunnen maken? Noem er twee.

practicumopdracht 2

Waterstofperoxide en katalase

BASISSTOF 2

MATERIAAL
- een aardappel
- een mes
- 2 erlenmeyers van 100 mL
- waterstofperoxideoplossing van 3% (pas op met morsen!)
- een maatcilinder van 10 mL

Waterstofperoxide (H_2O_2) ontstaat als bijproduct van verschillende reacties in cellen. Waterstofperoxide kan schade in cellen veroorzaken. Het is dan ook belangrijk dat het snel uit de cellen verdwijnt.
Alle cellen bezitten het enzym katalase, dat waterstofperoxide omzet in water en zuurstof: $2\ H_2O_2 \rightarrow 2\ H_2O + O_2$. In deze practicumopdracht onderzoek je wat de werking is van katalase.

METHODE

- Snijd een stukje aardappel in kleine blokjes en doe die in een van de erlenmeyers.
- Doe in beide erlenmeyers 10 mL waterstofperoxideoplossing.
- Voeg aan de erlenmeyer zonder aardappel water toe, totdat de inhoud van beide erlenmeyers gelijk is. Laat de erlenmeyers enkele minuten staan.
- Toon de ontstane zuurstof aan met een gloeiende houtspaander.

RESULTAAT

Beantwoord de volgende vraag.

1 Waaraan kun je zien dat waterstofperoxide onder invloed van de stukjes aardappel wordt gesplitst in water en zuurstof?

practicumopdracht 3

De invloed van de pH op de activiteit van katalase

▸▸ BASISSTOF 2

MATERIAAL

- afhankelijk van de methode

De werking van katalase is afhankelijk van de temperatuur en van de pH. In deze practicumopdracht onderzoek je de activiteit van katalase bij verschillende pH's. Voer het onderzoek uit met twee personen. Maak een verslag van het onderzoek.

ONDERZOEKSVRAAG

Formuleer een passende onderzoeksvraag die het verband aangeeft tussen de pH en het effect dat je wilt meten.

HYPOTHESE

Formuleer een bondige en duidelijke hypothese die past bij je onderzoeksvraag.

METHODE

Ontwerp een experiment om de activiteit van katalase onder verschillende omstandigheden te meten. Zorg ervoor dat je meetmethode valide is en betrouwbaar, maar ook uitvoerbaar binnen de beschikbare tijd. Bedenk een goede manier om de activiteit van het enzym te meten. Zorg ervoor dat de behandelingen vergelijkbaar zijn.

RESULTAAT

Verwerk de gemeten resultaten overzichtelijk in een tabel en/of in een grafiek.

CONCLUSIE

Beantwoord de volgende vraag.

1 Wordt de hypothese bevestigd, verworpen of kun je geen conclusie trekken?

DISCUSSIE

Beantwoord de volgende vragen.

2 Op welke onderdelen is de proef anders verlopen dan gepland?

3 Hoe zou de validiteit en de betrouwbaarheid van je onderzoek (nog verder) kunnen worden verbeterd?

practicumopdracht 4

De vorming van zetmeel in een blad

BASISSTOF 3

MATERIAAL
- een plant waarvan de bladeren gedeeltelijk zijn afgedekt met aluminiumfolie en die achtereenvolgens 24 uur in het donker en 24 uur in het licht heeft gestaan
- bekerglazen van 500 mL en van 100 mL
- spiritus of ethanol
- een pincet
- een kookplaatje of heetwaterbad (100 °C)
- petrischaaltjes
- joodoplossing
- tekenpapier, tekenmateriaal
- een timer

De glucose die bij fotosynthese ontstaat, wordt in bladeren van planten vrijwel onmiddellijk omgezet in zetmeel. Zetmeel kan worden aangetoond met een joodoplossing. Er treedt dan blauwkleuring op. In deze practicumopdracht onderzoek je de invloed van licht op de vorming van zetmeel in een blad.

ONDERZOEKSVRAAG

Wat is de invloed van belichting op de vorming van zetmeel in een blad?

HYPOTHESE

Alleen in delen van het blad die worden belicht, ontstaat zetmeel.

METHODE
- Pluk een gedeeltelijk afgedekt blad van de plant. Maak een tekening van dit blad. Breng intussen 250 mL water in het bekerglas van 500 mL aan de kook.
- Verwijder het aluminiumfolie van het blad. Dompel het blad een halve minuut in het kokende water. Het blad verliest dan zijn stevigheid. Doe de brander uit (veiligheid).
- Vul het bekerglas van 100 mL met 25 mL ethanol of spiritus.
- Haal met het pincet het blad uit het water. Doe het blad in het bekerglas met ethanol.
- Plaats het kleine bekerglas in het grote bekerglas. Het water in het grote bekerglas is nog heet genoeg om het ethanol of de spiritus aan de kook te brengen. Houd je hoofd niet boven het ethanol!
- Haal na enkele minuten het blad uit het ethanol. Het blad moet nu ontkleurd zijn.
- Spreid het blad uit op de petrischaal. Druppel voorzichtig joodoplossing over het hele blad.

RESULTAAT

Beantwoord de volgende vraag.

1 Hoe ziet het blad eruit na de behandeling? Maak een tekening van het blad.

CONCLUSIE

Beantwoord de volgende vraag.

2 Vergelijk de delen van het blad die wel en niet belicht zijn.
Welke conclusie kun je trekken?

practicumopdracht 5

MATERIAAL
- 2 cilinderglazen met stop
- droge en geweekte erwten
- een kaars
- lucifers

Zuurstofverbruik door erwten

BASISSTOF 5

In deze practicumopdracht onderzoek je de invloed van droge en kiemende erwten op de zuurstofconcentratie.

ONDERZOEKSVRAAG
In welke van de twee cilinders blijft de kaars het langst branden?

HYPOTHESE
Formuleer een passende hypothese bij de onderzoeksvraag.

METHODE
Beschrijf een methode om de onderzoeksvraag te kunnen beantwoorden.

RESULTAAT
Noteer in welk cilinderglas de kaars langer blijft branden.

CONCLUSIE
Beantwoord de volgende vraag.

1 Welke conclusie kun je trekken uit deze proef?

Samenvatting

LEERDOEL 1 ▶▶ BASISSTOF 1

Je kunt omschrijven wat stofwisseling, assimilatie en dissimilatie zijn en wat er bij deze reacties met de energie gebeurt.

- Stofwisseling (metabolisme): het geheel van chemische processen in een cel.
- Assimilatie: de opbouw van organische moleculen uit kleinere moleculen.
 - Resultaat: vorming van de organische stoffen waaruit cellen bestaan.
 - Bij assimilatiereacties wordt energie vastgelegd in de chemische bindingen van grotere moleculen.
 - De koolwaterstofverbinding is energierijk.
- Dissimilatie: de afbraak van organische moleculen tot kleinere moleculen.
 - Bij dissimilatie komt chemische energie uit stoffen beschikbaar voor processen in cellen.
- In cellen wordt chemische energie getransporteerd door ATP (adenosinetrifosfaat).
 - Opbouw van ATP: ADP + P_i + energie → ATP
 - Afbraak van ATP: ATP → ADP + P_i + energie
 - Chemisch aan ATP verwante energiedragermoleculen zijn AMP (adenosinemonofosfaat), $NADP^+$ (nicotinamide-adenine-dinucleotidefosfaat) en NAD^+ (nicotinamide-adenine-dinucleotide).

LEERDOEL 2 ▶▶ BASISSTOF 2

Je kunt de bouw en werking van enzymen beschrijven.

- Enzymen katalyseren stofwisselingsreacties zonder daarbij zelf te worden verbruikt.
 - Enzymen verlagen de energiedrempel, de hoeveelheid activeringsenergie die nodig is om een reactie op gang te brengen.
- Enzymatische reacties zijn vaak evenwichtsreacties en kunnen in twee richtingen verlopen.
 - Enzymen zijn substraatspecifiek: elk enzym kan slechts één evenwichtsreactie beïnvloeden.
- Een enzym wordt genoemd naar het substraat (de stof waarop het enzym inwerkt).
 - De naam van het enzym krijgt het achtervoegsel -ase.
- Enzymen zijn eiwitmoleculen met een specifieke ruimtelijke structuur.
 - Een enzymmolecuul heeft een actief centrum, dat tijdelijk een binding aangaat met een substraatmolecuul. Er ontstaat dan een enzym-substraatcomplex (E-S-complex).
- Sommige enzymen hebben een cofactor nodig om werkzaam te zijn. Als de cofactor een organische stof is, wordt het een co-enzym genoemd.
 - Cofactor, bijv. een metaalion of een vitamine.
 - Co-enzym, bijv. een vitamine of een hormoon.
 - Apo-enzym: het enzymmolecuul met het actieve centrum.
 - ATP fungeert als co-enzym bij het enzym ATP'ase.

LEERDOEL 3 ▶▶ BASISSTOF 2

Je kunt de invloed van milieufactoren op de enzymactiviteit beschrijven.

- De enzymactiviteit kan worden bepaald door de hoeveelheid substraat die per tijdseenheid wordt omgezet te meten.
- Temperatuur: beïnvloedt de enzymactiviteit volgens een optimumkromme.
 - Bij toenemende temperatuur zetten intacte enzymmoleculen sneller substraatmoleculen om.
 - Boven de optimumtemperatuur verliezen steeds meer enzymmoleculen hun specifieke ruimtelijke structuur (denatureren). Deze verandering is irreversibel (onomkeerbaar).
- Zuurgraad (pH): beïnvloedt de enzymactiviteit volgens een optimumkromme.
 - Een oplossing die veel H^+-ionen bevat, is zuur. De pH is dan lager dan 7.
 - Een oplossing die weinig H^+-ionen bevat, is basisch. De pH is dan hoger dan 7.
 - De ruimtelijke structuur van enzymmoleculen blijft alleen bij een bepaalde pH in stand.
 - De invloed van de pH op de enzymactiviteit is reversibel (omkeerbaar).
- Bepaalde stoffen kunnen de enzymactiviteit beïnvloeden.
 - Activering: de ruimtelijke structuur van een enzymmolecuul wordt zodanig veranderd, dat sneller E-S-complexen kunnen worden gevormd (bijv. sommige hormonen, vitaminen, geneesmiddelen).
 - Remming: remstoffen veranderen de ruimtelijke structuur van enzymmoleculen, waardoor geen E-S-complexen meer kunnen worden gevormd (bijv. zware metalen). Deze verandering is irreversibel.

LEERDOEL 4 ▸▸ BASISSTOF 3

Je kunt de fotosynthese en de chemosynthese beschrijven.

- Fotosynthese is koolstofassimilatie met behulp van lichtenergie.
 - Brutoreactievergelijking:
 $6\ CO_2 + 12\ H_2O \rightarrow C_6H_{12}O_6 + 6\ O_2 + 6\ H_2O$
 - Nettoreactievergelijking:
 $6\ CO_2 + 6\ H_2O \rightarrow C_6H_{12}O_6 + 6\ O_2$
- Fotosynthese vindt plaats in cellen van planten en in sommige bacteriën.
 - Het fotosynthetisch pigment chlorofyl (bladgroen) absorbeert lichtenergie.
 - De glucose die bij de fotosynthese ontstaat, wordt meestal direct omgezet in zetmeel.
- Lichtreacties: lichtenergie wordt vastgelegd in energiedragers.
 - In fotosysteem II (PSII) wordt water gesplitst, waarbij waterstofionen (H^+), elektronen (e^-) en zuurstof (O_2) ontstaan.
 - Chlorofyl kan de energierijke elektronen overdragen aan energiedragers (ADP en $NADP^+$).
 - De elektronen worden aangevuld vanuit watermoleculen, die in PSII worden gesplitst.
 - De zuurstof die bij de fotosynthese ontstaat, is afkomstig van de gesplitste watermoleculen van de lichtreacties.
 - Fotosysteem I (PSI) is eerder ontdekt dan fotosysteem II (PSII).
 - Als de elektronen in PSI aankomen, worden zij met behulp van lichtenergie opnieuw energierijk gemaakt. Deze energierijke elektronen worden afgestaan aan het transportmolecuul $NADP^+$ en als $NADPH,H^+$ vervoerd naar de donkerreacties.
- Donkerreacties: uit CO_2-moleculen worden glucosemoleculen opgebouwd.
 - De energie en waterstof die hiervoor nodig zijn, worden geleverd door de energierijke producten van de lichtreacties (ATP en $NADPH,H^+$).
 - Voor de donkerreacties is geen licht nodig.
 - De donkerreacties vinden aansluitend op de lichtreacties plaats.
- Chemosynthese: koolstofassimilatie met behulp van energie, verkregen uit de oxidatie van een anorganische stof.
 - Oxidatie: onttrekking van elektronen, vaak door zuurstof.
 - Zwavelbacteriën oxideren waterstofsulfide (H_2S) tot zwavel (S) en vervolgens tot zwavelzuur (H_2SO_4).
 - Nitrietbacteriën oxideren ammoniak (NH_3) of ammoniumionen (NH_4^+) tot nitrietionen (NO_2^-).
 - Nitraatbacteriën oxideren nitrietionen tot nitraationen (NO_3^-).

LEERDOEL 5 ▸▸ BASISSTOF 4

Je kunt de voortgezette assimilatie beschrijven.

- Voortgezette assimilatie: de vorming van andere koolhydraten, vetten, eiwitten en DNA uit glucose, stikstof (N) en fosfor (P).
 - Hierbij is ATP de energiebron.
- Assimilatie van koolhydraten.
 - Uit monosachariden (bijv. glucose, fructose) kunnen disachariden (bijv. sacharose) worden gevormd.
 - Door polymerisatie kunnen polysachariden worden gevormd (bijv. zetmeel, glycogeen, cellulose).
 - Bij planten dient zetmeel als koolhydraatreserve en bij dieren glycogeen.
- Assimilatie van eiwitten (proteïnen).
 - Eiwitten zijn polymeren van aminozuren. Er zijn twintig verschillende aminozuren.
 - Aminozuren bestaan uit een C-atoom, een aminogroep ($-NH_2$), een carboxygroep (–COOH), een H-atoom en een restgroep.
 - Planten kunnen aminozuren assimileren uit glucose en nitraationen. Dieren kunnen alleen aminozuren assimileren uit andere aminozuren.
 - Bij polymerisatie van sachariden, aminozuren en nucleïnezuren ontstaat water.
- Assimilatie van vetten (lipiden).
 - Een vetmolecuul is vaak opgebouwd uit glycerol en drie vetzuren (bij fosfolipiden is één vetzuur vervangen door fosforzuur).
 - Vetten worden opgeslagen als reservebrandstof.
 - Celmembranen zijn opgebouwd uit fosfolipiden.
 - Vetzuurstaarten zijn hydrofoob (waterafstotend).

LEERDOEL 6 ▸▸ BASISSTOF 5

Je kunt de aerobe dissimilatie van glucose beschrijven.

- In organische moleculen bevindt de chemische energie zich vooral in energierijke elektronen.
 - Bij dissimilatiereacties worden energierijke elektronen, meestal samen met waterstofionen, overgedragen aan energiedragers zoals NAD^+ en FAD.
- De aerobe dissimilatie van glucose wordt vaak verbranding genoemd.
 - Brutoreactievergelijking:
 $C_6H_{12}O_6 + 6\ O_2 + 6\ H_2O \rightarrow 6\ CO_2 + 12\ H_2O + 30\ ATP$
 - Nettoreactievergelijking:
 $C_6H_{12}O_6 + 6\ O_2 \rightarrow 6\ CO_2 + 6\ H_2O + 30\ ATP$
- De aerobe dissimilatie bestaat uit de glycolyse, de vorming van acetyl-co-enzym A (acetyl-CoA), de citroenzuurcyclus en de oxidatieve fosforylering.

- Glycolyse: een glucosemolecuul wordt gesplitst in twee pyrodruivenzuurmoleculen.
 - De glycolyse vindt plaats in het cytoplasma. Voor de glycolyse is geen zuurstof nodig.
 - Het eindproduct van de glycolyse is pyrodruivenzuur.
- Pyrodruivenzuur wordt met behulp van co-enzym A in de citroenzuurcyclus opgenomen. Daarbij ontstaat citroenzuur.
- Citroenzuurcyclus (krebscyclus): citroenzuur wordt afgebroken.
 - Energierijke elektronen en waterstofionen worden overgedragen aan energiedragers (NAD^+ en FAD).
 - De citroenzuurcyclus vindt plaats in de vloeistof (matrix) in de mitochondriën.
- Bij de vorming van acetyl-co-enzym A en bij de citroenzuurcyclus ontstaat CO_2 (decarboxylering).
- Oxidatieve fosforylering (elektronentransportketen): energierijke elektronen staan hun energie geleidelijk af voor de vorming van ATP uit ADP en een fosfaatgroep (P_i).
 - Uiteindelijk worden de elektronen (samen met waterstofionen) gebonden aan zuurstof. Hierbij ontstaan watermoleculen.
 - De oxidatieve fosforylering vindt plaats in het binnenmembraan van de mitochondriën.
- De dissimilatie van een glucosemolecuul levert de energie voor de vorming van ATP-moleculen.
 - Bij de glycolyse worden netto 2 ATP-moleculen gevormd per molecuul glucose.
 - Bij de citroenzuurcyclus worden 2 ATP-moleculen gevormd per molecuul glucose.
 - Bij de oxidatieve fosforylering kunnen theoretisch 34 ATP-moleculen worden gevormd per molecuul glucose.
 - Door energiegebruik voor transport en door warmteproductie bij energieomzettingen valt de ATP-opbrengst van de aerobe dissimilatie meestal lager uit dan het maximum van 38 (circa 30 tot 32 ATP-moleculen per molecuul glucose).

LEERDOEL 7 BASISSTOF 5

Je kunt de anaerobe dissimilatie van glucose beschrijven.

- Anaerobe dissimilatie van glucose (gisting): hierbij vindt alleen glycolyse plaats.
 - Per glucosemolecuul worden slechts twee ATP-moleculen gevormd.
 - Er blijven energierijke eindproducten over: alcohol of melkzuur.
- Alcoholgisting: het eindproduct van de glycolyse (pyrodruivenzuur) wordt omgezet in ethanol.
 - Bij deze omzetting ontstaat CO_2 en wordt NAD^+ gevormd.
 - Alcoholgisting wordt toegepast bij de bereiding van bier, wijn en brood.
- Melkzuurgisting: pyrodruivenzuur wordt omgezet in melkzuur.
 - Bij deze omzetting wordt NAD^+ gevormd.
 - Melkzuurgisting wordt toegepast bij de bereiding van kaas, yoghurt en zuurkool.
 - Melkzuurgisting vindt ook plaats in spieren, wanneer er in korte tijd veel energie moet worden geleverd.
- Met behulp van genetische modificatie kunnen micro-organismen worden gemaakt die voor de mens nuttige stoffen produceren (bijv. biobrandstof, eiwitten, medicijnen).

LEERDOEL 8 BASISSTOF 5

Je kunt de dissimilatie van eiwitten en vetten beschrijven.

- Dissimilatie van eiwitten.
 - Eiwitten worden gesplitst in aminozuren.
 - Van de aminozuren wordt de aminogroep afgesplitst en omgezet in ammoniak.
 - De overblijvende koolstofketen wordt omgezet in pyrodruivenzuur, in azijnzuur of in een andere stof en verder gedissimileerd in de citroenzuurcyclus.
- Dissimilatie van vetten.
 - Vetten worden gesplitst in glycerol en vetzuren.
 - Glycerol wordt omgezet in pyrodruivenzuur.
 - Van de vetzuren worden C_2-moleculen afgesplitst, die worden omgezet in azijnzuur.

competenties/vaardigheden

Je hebt de volgende vaardigheden geoefend:

- doelgericht zoeken van informatie;
- mondeling communiceren over natuurwetenschappelijke onderwerpen;
- analyseren welke rol het metabolisme heeft in natuurwetenschappelijk onderzoek;
- toepassen van verschillende fasen van natuurwetenschappelijk onderzoek;
- uitvoeren van een natuurwetenschappelijk onderzoek;
- evalueren van een natuurwetenschappelijk onderzoek;
- verzamelen, bewerken en overzichtelijk weergeven van data;
- vorm-functiedenken op het niveau van moleculen;
- beredeneren van gevolgen van veranderingen in een levensgemeenschap of ecosysteem (ecologisch denken);
- verklaren van verwantschap van dragermoleculen op het niveau van moleculen en cellen met behulp van evolutiemechanismen (evolutionair denken).

Examentrainer

MICRO-ORGANISMEN KWEKEN

Bron: bezemexamen vwo 2016-1, vraag 19 tot en met 22.

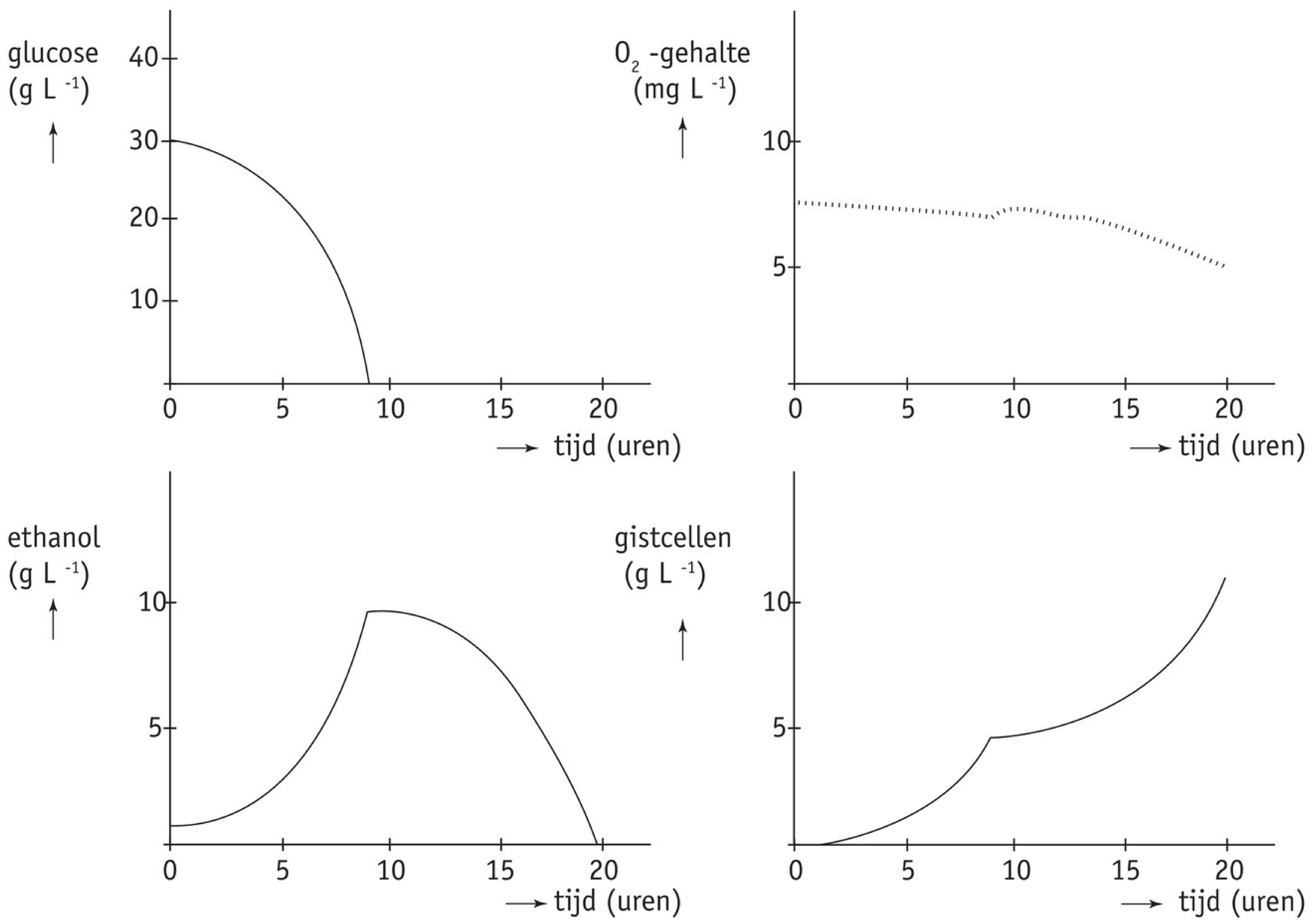
> Voor industriële doeleinden worden allerlei soorten micro-organismen op grote schaal gekweekt. Om gebruik te kunnen maken van deze organismen, zoals gisten, is inzicht nodig in hun stofwisselingsprocessen en de factoren die daarop van invloed zijn. Dissimilatie door gistcellen kan zowel aeroob als anaeroob plaatsvinden. Uit onderzoek is gebleken dat gisten een beperkte capaciteit hebben om glucose aeroob te dissimileren. Als deze capaciteit wordt overschreden, wordt glucose anaeroob gedissimileerd.

Gistcellen delen zich onder anaerobe omstandigheden minder snel dan onder aerobe omstandigheden. Hierover worden twee beweringen gedaan.

1 Bij anaerobe dissimilatie is geen voortgezette assimilatie mogelijk.
2 Bij anaerobe dissimilatie wordt per mol glucose minder ATP gevormd dan bij aerobe dissimilatie.

2p **1** Welke van deze beweringen is of welke zijn juist?
- A geen van beide beweringen
- B alleen bewering 1
- C alleen bewering 2
- D beide beweringen

▼ **Afb. 1** Concentraties stoffen.



Een onderzoeker kweekt gistcellen gedurende twintig uur. Tijdens deze kweekperiode meet hij de concentratie glucose, het O_2-gehalte, de concentratie ethanol en het aantal gistcellen in het kweekmedium (zie afbeelding 1).

Vier beweringen over de dissimilatie door de gistcellen op tijdstip $t = 10$ uur zijn:

1 Op dat tijdstip vindt vooral aerobe dissimilatie van ethanol plaats.
2 Op dat tijdstip vindt vooral anaerobe dissimilatie van ethanol plaats.
3 Op dat tijdstip vindt vooral aerobe dissimilatie van glucose plaats.
4 Op dat tijdstip vindt vooral anaerobe dissimilatie van glucose plaats.

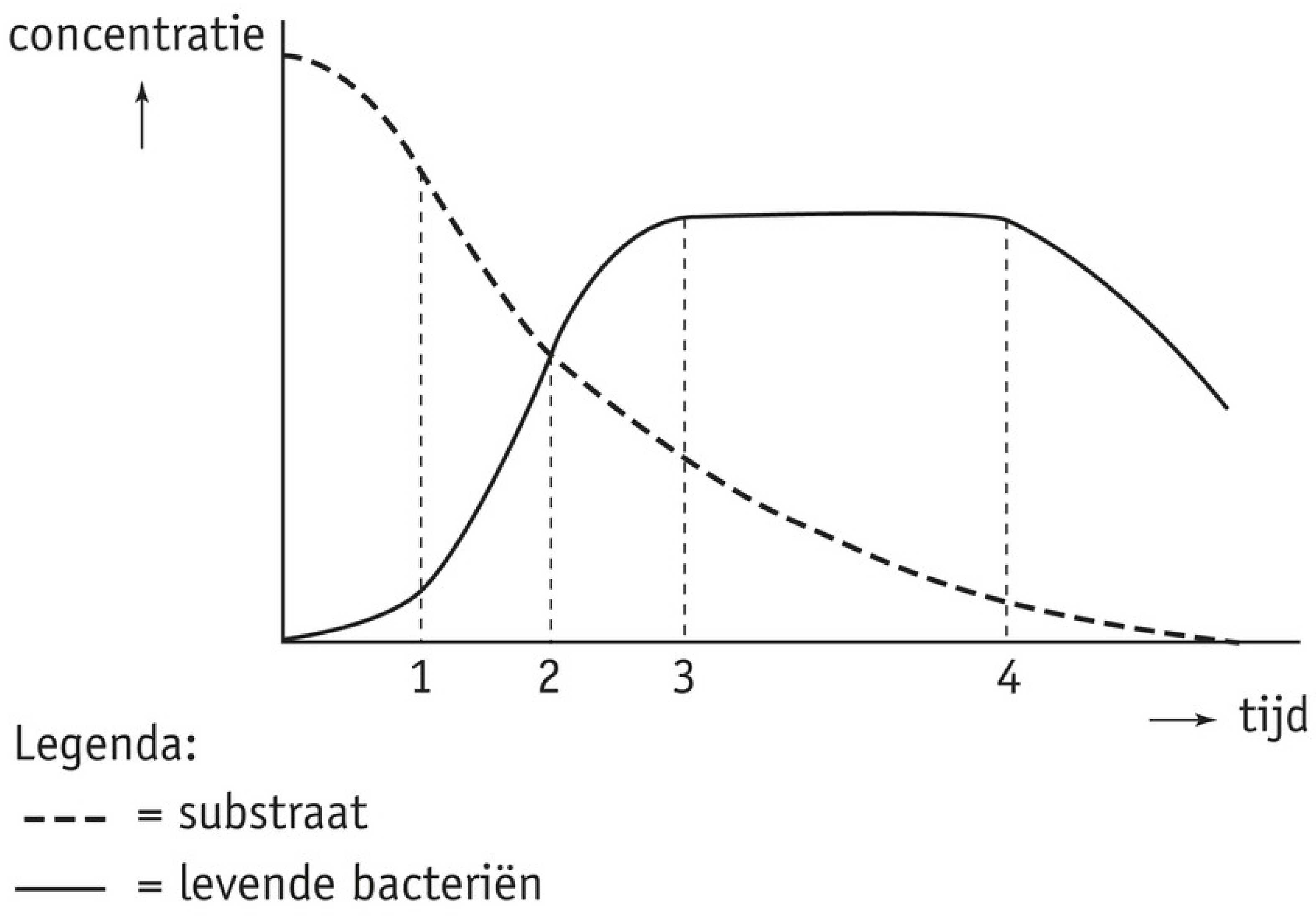
2p **2** Welke van deze beweringen is juist?
- A bewering 1
- B bewering 2
- C bewering 3
- D bewering 4

Voor het op grote schaal kweken van micro-organismen worden fermentorvaten gebruikt. In het vat wordt het voedingsmedium met de micro-organismen in beweging gehouden. Sensoren meten voortdurend de omstandigheden in het mengsel. Met de sensoren kunnen onder andere de hoeveelheid micro-organismen en het O_2-gehalte worden gemeten.

2p **3** Noem twee andere factoren die tijdens het fermentatie-proces moeten worden gemeten om te bepalen of de groei en de groeicondities van de micro-organismen optimaal zijn.

Voor de productie van penicilline door een schimmel van het geslacht Penicillium wordt aan het voedingsmedium eerst een bacteriecultuur toegevoegd. Pas als die goed is ontwikkeld, wordt de schimmelcultuur toegevoegd. Daartoe worden regelmatig de concentratie van het substraat gemeten en de concentratie levende bacteriën vastgesteld. Deze gegevens zijn weergegeven in afbeelding 2.

▼ **Afb. 2** Concentratie uitgezet tegen de tijd.



In afbeelding 2 zijn vier tijdstippen aangegeven met 1, 2, 3 en 4.

2p **4** Op welk tijdstip is de omzettingssnelheid van het substraat het hoogst?
- A op tijdstip 1
- B op tijdstip 2
- C op tijdstip 3
- D op tijdstip 4

SCHIMMEL ALS EIWITBRON

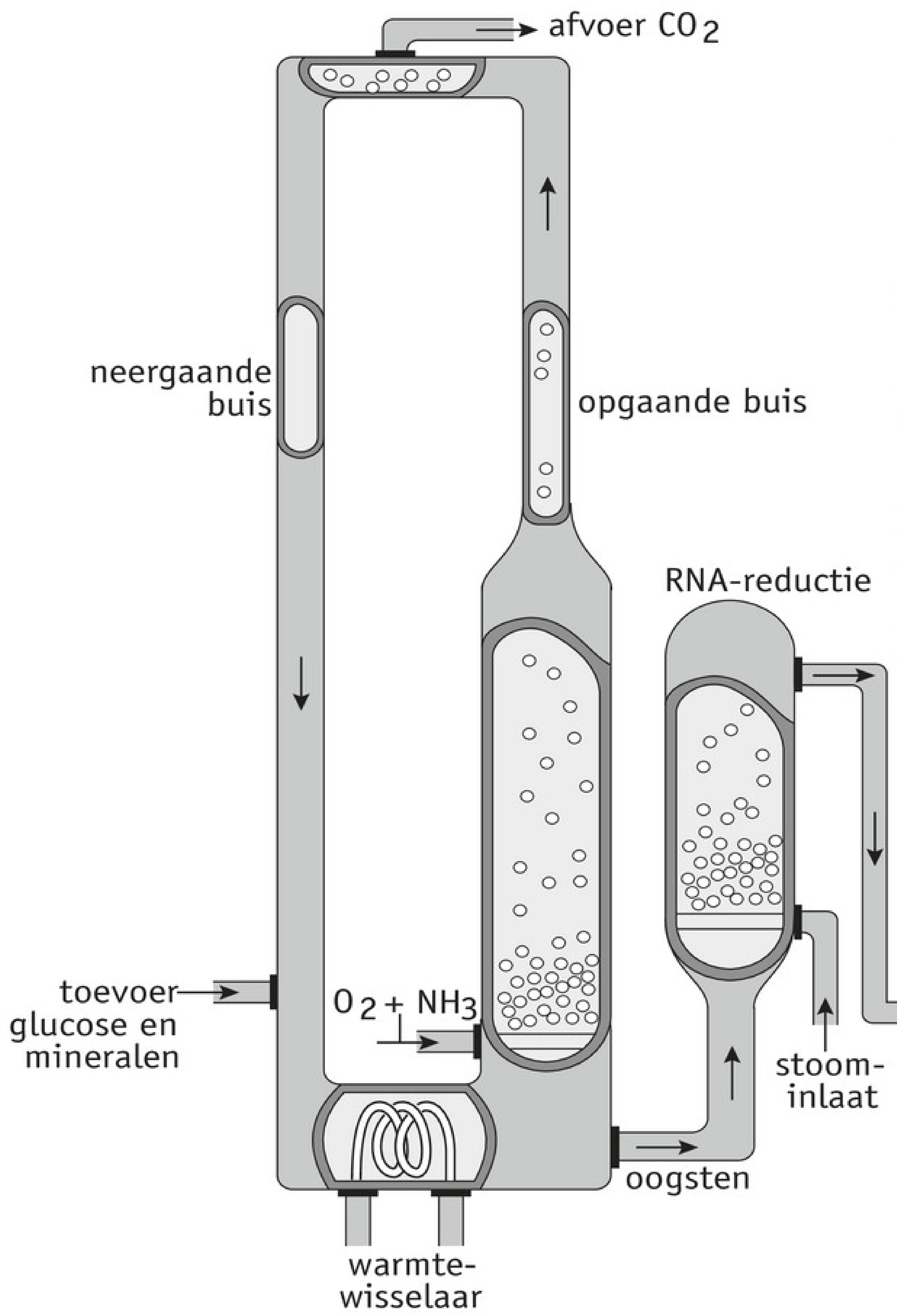
Bron: examen vwo 2016-2, vraag 18 tot en met 20.

Vanwege het dreigende wereldwijde voedseltekort ging een Britse industrieel op zoek naar een eiwitbron die als alternatief voor vlees kan dienen. Zijn onderzoeksteam vond een schimmel die de basis vormt voor vleesvervangers die inmiddels op de markt zijn gebracht onder de merknaam Quorn®.

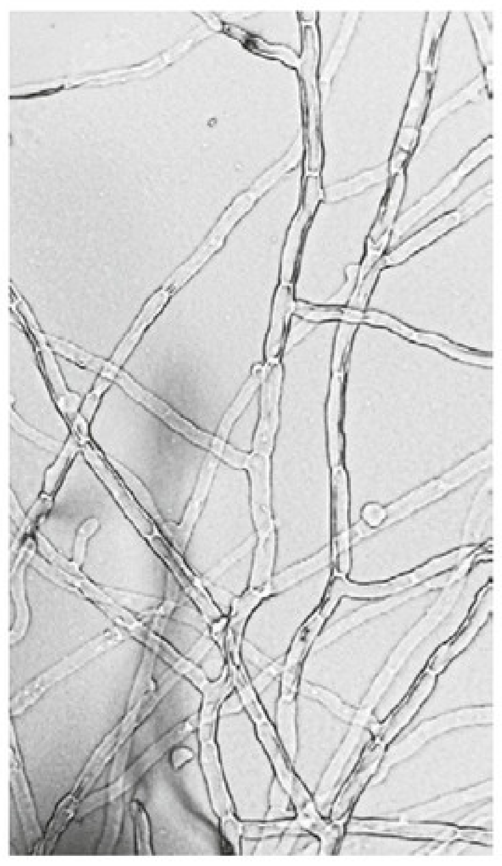
De eiwitrijke, dradenvormende schimmel *Fusarium venenatum* wordt opgekweekt in vijftig meter hoge 'airlift-bioreactoren' waarbij voortdurend een koolstofbron (glucose uit maïs), een stikstofbron (ammonium), sporenelementen en zuurstof aan het medium worden toegevoegd (zie afbeelding 3). In de vloeistof die wordt afgetapt, bevindt zich de oogst: eiwitrijke schimmeldraden (zie afbeelding 4). De afgetapte vloeistof wordt kort verhit en gecentrifugeerd.

Op deze wijze wordt driehonderd kilogram eiwitrijke biomassa per uur verkregen. Deze mycoproteïnepasta wordt vermengd met onder andere smaakstoffen en verder verwerkt tot verschillende vleesvervangers.

▼ **Afb. 3** Proefopstelling.



▼ **Afb. 4** *Fusarium venenatum.*



De schimmel produceert eiwitrijke biomassa. Toch is de rol van deze schimmel in de kringloop van stoffen niet die van een producent.

1p **5** Waarom wordt de schimmel niet tot de producenten gerekend?

De schimmel *F. venenatum* kan zowel anaeroob als aeroob dissimileren. Doordat er continu zuurstof aan de vloeistof in de reactor wordt toegevoegd, blijft de dissimilatie aeroob en wordt anaerobe dissimilatie voorkomen.

2p **6** Leg uit dat het voor een hoge opbrengst van mycoproteïne gunstig is om de schimmel aeroob te laten dissimileren.

In de reactor wordt voortdurend vloeistof toegevoegd en een even grote hoeveelheid vloeistof afgevoerd. Deze hoeveelheid wordt bepaald met de formule D = F / V, waarbij F de flow (doorloopsnelheid) is in liter per uur en V het reactorvolume in liters. D is dus het deel van de vloeistof in het vat dat in een uur vervangen wordt. De flow is zo afgesteld dat de groeisnelheid, en dus de opbrengst van de schimmel, optimaal is.

2p **7** Waardoor is de schimmelopbrengst bij een te hoge flow niet optimaal? En waardoor is de opbrengst bij een te lage flow ook niet optimaal?

4 DNA

Een DNA-molecuul bevat de code voor de erfelijke informatie van een organisme. De code levert de instructies voor de zelforganisatie, zelfregulatie en reproductie van een organisme. Bij celdeling wordt de erfelijke informatie doorgegeven aan dochtercellen. De erfelijke informatie in het DNA bepaalt hoe de eigenschappen in een organisme tot uiting komen. Door wijzigingen in het DNA kunnen erfelijke eigenschappen veranderen.

ONTDEKKEN
Het eeuwige leven 202

BASISSTOF
1 De bouw en functie van DNA 204
2 DNA-replicatie 210
3 Transcriptie 223
4 Translatie en eiwitsynthese 230
5 Genexpressie 237
6 Genetische variatie 249
7 Biotechnologie 259

SAMENHANG
Een designerbaby met CRISPR 268

PRACTICA 270

SAMENVATTING 272

EXAMENTRAINER 276







Het eeuwige leven

BASISSTOF 2 EN 5

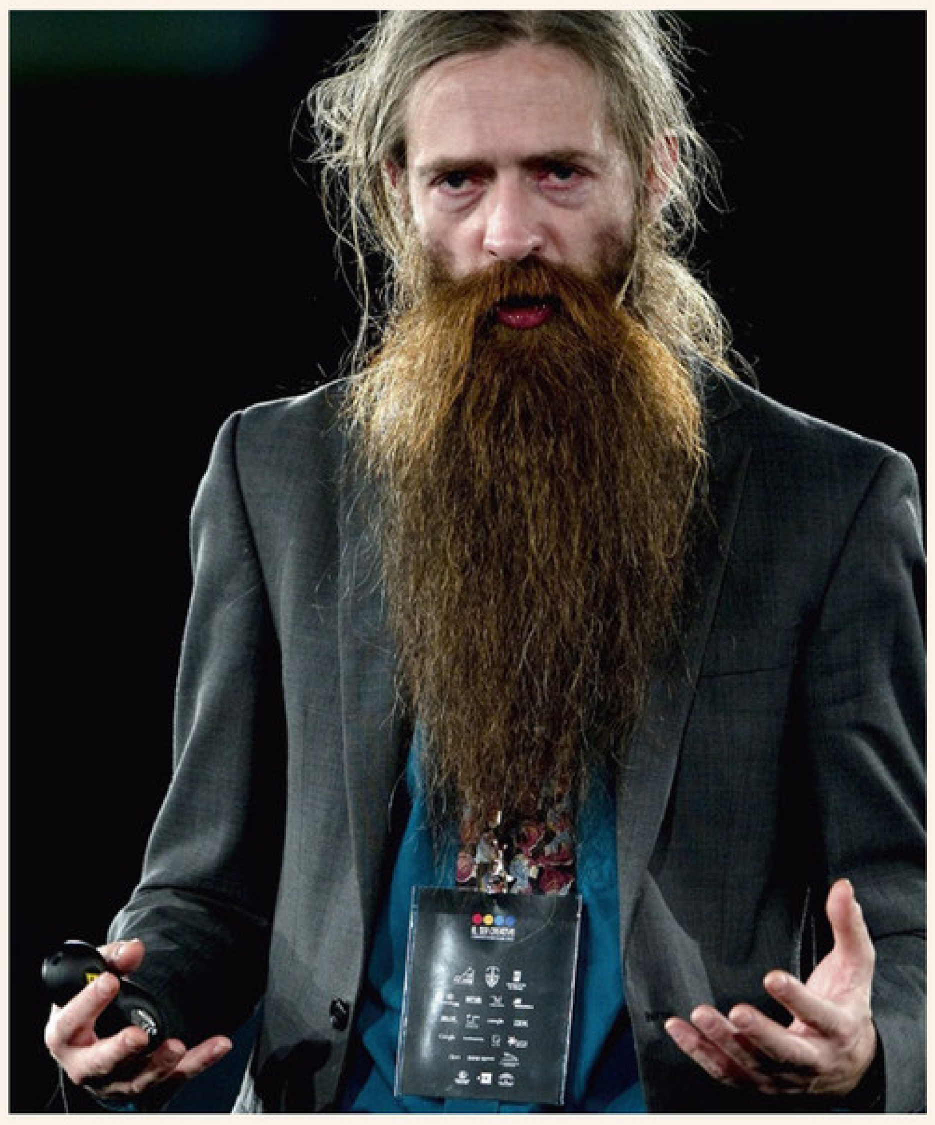
Toen Eos, de godin van de dageraad, aan Zeus vroeg om haar geliefde Tithonos het eeuwige leven te geven, vergat ze één ding erbij te vragen: eeuwige jeugd. Het gevolg was dat Tithonos weliswaar ouder en ouder werd, maar tegelijkertijd steeds meer verschrompelde totdat er uiteindelijk weinig meer van hem over was.

Vrijwel iedereen wil oud worden, maar oud zijn vinden we in de regel minder aantrekkelijk. Ouder worden gaat gepaard met gebreken, met uitzichtloosheid en eenzaamheid. Wereldwijd sterven honderdvijftigduizend mensen per dag. Daarvan sterven honderdduizend mensen aan ouderdomsgebreken. Een schande, meent gerontoloog Aubrey de Grey. ‘Waarom laten we zoiets gebeuren?’ vraagt hij zich af. ‘Is het aftakelingsproces dan iets onvermijdelijks, iets van een hogere orde, wat we niet mogen verstoren? Waarom zijn we niet onsterfelijk?’

Mensen zijn altijd gefascineerd geweest door onsterfelijkheid. Zo ging de Soemerische koning Gilgamesj ruim 4600 jaar geleden al op zoek naar een plantje dat hem onsterfelijk zou maken. Robert Boyle (van de wet van Boyle) dacht dat je het verouderingsproces kon tegengaan door oud bloed te vervangen door jong bloed. Sommigen namen dat nogal letterlijk, zoals de Hongaarse gravin Elisabeth Báthory, die zo’n 700 meisjes ombracht om zich in hun bloed te kunnen baden. Helpen deed het allemaal niet. Wat de mensen ook deden, het verouderingsproces zette onherroepelijk in. Waarom eigenlijk? Wat gebeurt er precies in ons lichaam waardoor we aftakelen en uiteindelijk doodgaan?

Delende cellen

Bioloog Alexis Carrel deed op 17 januari 1912 weefsel van een kippenhart in een potje. Toen hij het potje 34 jaar later openmaakte, bleek het weefsel nog steeds te leven. Dat was opmerkelijk, want kippen leven doorgaans niet langer dan tien jaar. Hij concludeerde dat cellen onbeperkt kunnen delen en dus onsterfelijk zijn. Iedereen geloofde dat, maar niemand kon het experiment met succes herhalen. Gerontoloog Leonard Hayflick veronderstelde dat met de dagelijks toegediende nutriënten nieuwe cellen binnenkwamen. Hij ontdekte in 1962 dat het aantal keren dat een cel zich kan delen, beperkt is. Dat aantal staat nu bekend



▼ **Afb. 1** Aubrey de Grey.

als de Hayflick-limiet. Voor menselijke cellen is dat ongeveer vijftig keer. Na vijftig delingen is de cel gedoemd te sterven. De celkern valt uit elkaar, het DNA fragmenteert en de cel verschrompelt. Het aftakelingsproces is begonnen. Een lichaam bestaat uit ongeveer $100 \cdot 10^{12}$ cellen. Daarvan sterven elke dag rond de $50 \cdot 10^{9}$ cellen. Dat zou betekenen dat er na vijfenhalf jaar geen cel meer over is.

Geen eeuwig delende cellen dus? Maar hoe zit het dan met kankercellen? Op 4 oktober 1951 stierf Henrietta Lacks aan baarmoederkanker. Een aantal van haar kankercellen werd bewaard voor nader onderzoek. Ze bleken zich onverminderd te blijven delen en dat doen ze nog steeds. Sinds haar dood hebben die paar cellen twintig ton aan cellen opgeleverd. HeLa-cellen (naar de naam van de patiënt) worden onder andere gebruikt voor onderzoek naar kanker, aids en de effecten van cosmetica en lijmstoffen.

Kankercellen beschikken over telomerase, een enzym waardoor de cellen in staat blijven zich te delen. Sommige onderzoekers denken nu dat ze door toepassing van dit enzym onze cellen het eeuwige leven kunnen bezorgen. Er wordt gefluisterd dat de eerste mens die duizend jaar zal worden, vermoedelijk al op aarde rondloopt. Volgens Leonard Hayflick is dat onzin. Volgens hem hebben kinderen die na het jaar 2000 zijn geboren, een goede kans dat ze honderd jaar worden, maar meer ook niet.

opdrachten

De Wetenschappelijke Raad voor het Regeringsbeleid (WRR) heeft als taak de regering wetenschappelijke informatie te verschaffen over ontwikkelingen die op langere termijn de samenleving beïnvloeden. Als mensen duizend jaar oud kunnen worden, zal dat consequenties hebben voor de samenleving. Jij maakt samen met twee andere wetenschappers deel uit van de WRR. Jullie is gevraagd een eerste verkenning te maken voor het Ministerie van Algemene Zaken.

De minister heeft twee vragen:
- Is dit een serieuze ontwikkeling?
- Is dit een wenselijke ontwikkeling?

Jullie komen hiervoor twee keer bij elkaar en maken een kort rapport (800 tot 1200 woorden).

Is dit een serieuze ontwikkeling?

1 Deze eerste vraag bestaat uit drie deelvragen. Elk van de leden werkt één deelvraag uit.
 a Wat is de actuele biologische kennis op het gebied van veroudering?
 Schrijf op een flap welke woorden in het rapport moeten komen. Gebruik hierbij kennis die je al hebt, basisstof 2 en informatie van internet. Maak duidelijk waardoor cellen niet meer delen en afsterven.
 b Hoe denken wetenschappers veroudering tegen te kunnen gaan?
 Omcirkel met rood de woorden op de flap die in het rapport moeten komen. Voeg eventueel nieuwe woorden toe. Maak duidelijk hoe men wil voorkomen dat cellen zich niet meer delen en afsterven.
 c Hoe denken andere wetenschappers (vooral tegenstanders) over deze ontwikkeling?
 Omcirkel met groen de woorden die in het rapport moeten komen. Sommige woorden zullen zowel rood als groen zijn omcirkeld. Maak duidelijk of het inderdaad mogelijk is om cellen te laten voortleven en of daar gevaren aan verbonden zijn.

2 Bij de tweede bijeenkomst bespreken jullie de conceptuitwerkingen met elkaar.
Trek op basis hiervan een conclusie. Is dit een serieuze ontwikkeling?

Is dit een wenselijke ontwikkeling?

3 Bespreek tijdens de tweede bijeenkomst de ethische en maatschappelijke consequenties, als deze ontwikkeling doorzet. Zet de voor- en nadelen op een rijtje. Trek een conclusie en geef antwoord op de vraag.

4 Voeg alle onderdelen samen in een definitief rapport en overhandig het aan de minister.

▶ **Afb. 2** Het aftakelingsproces is begonnen.



Leerdoel
- Je kunt de bouw en functie van DNA beschrijven.

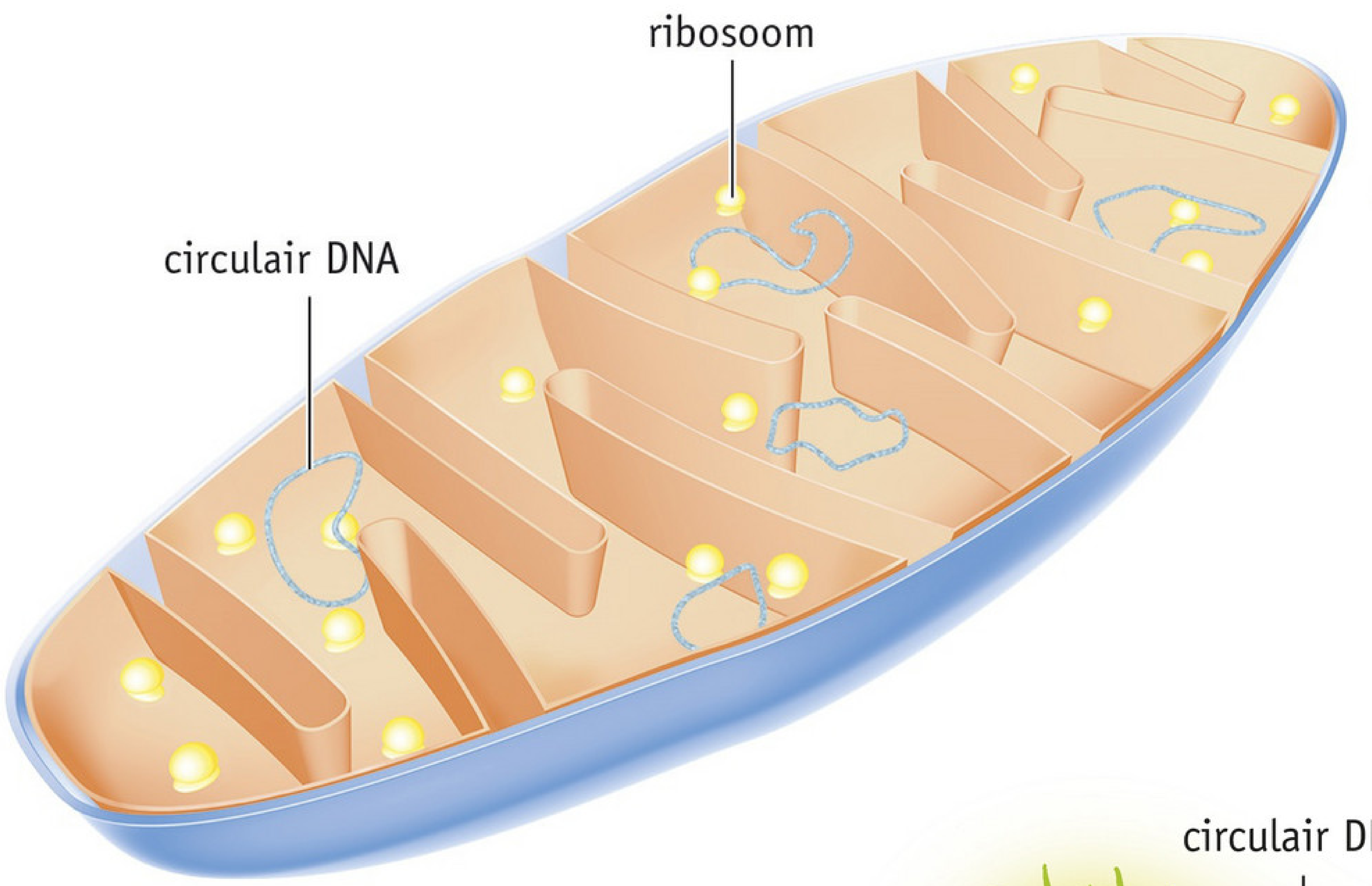
1 De bouw en functie van DNA

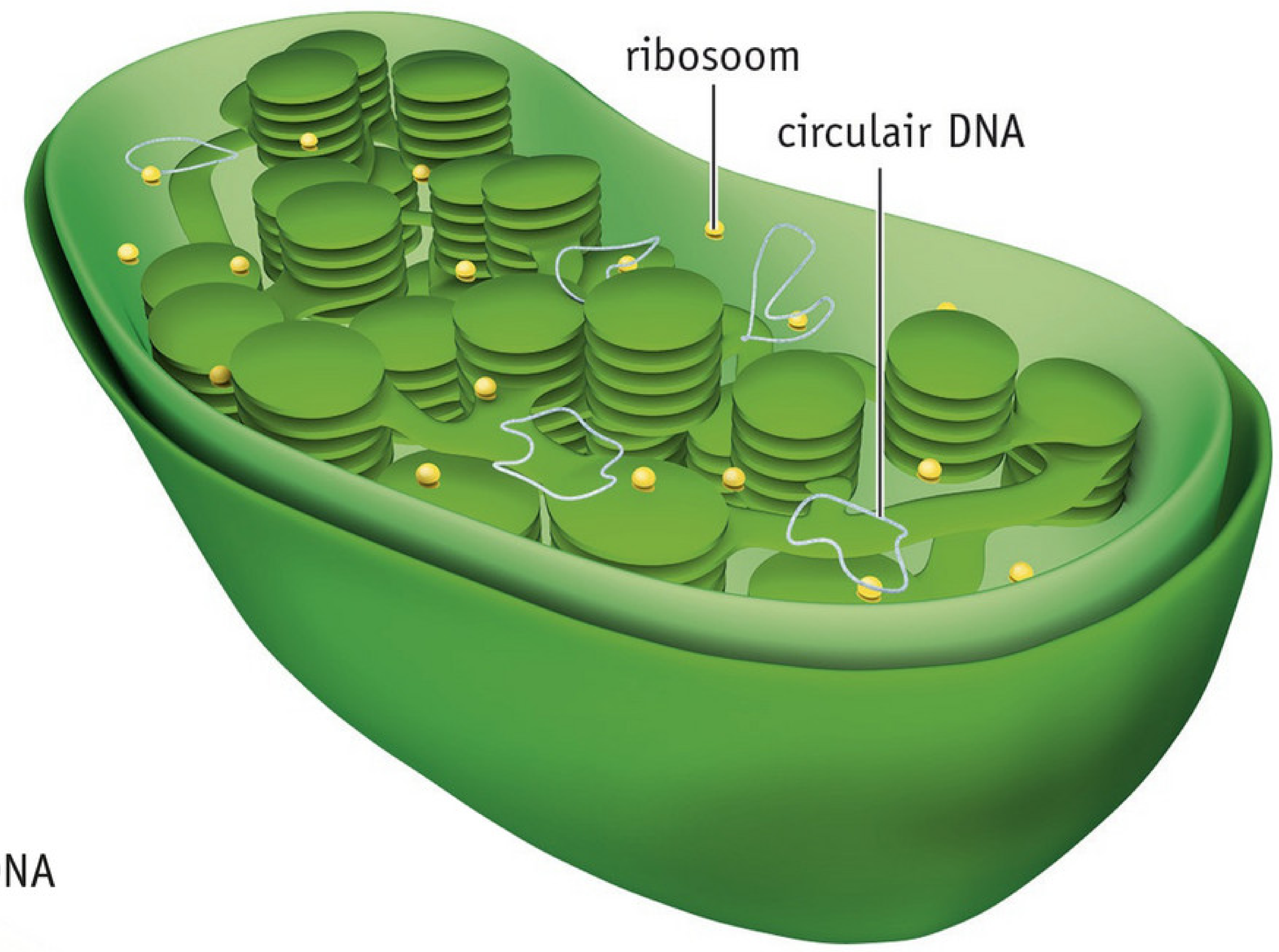
Tussen het DNA van twee organismen van dezelfde soort bestaan veel overeenkomsten. Van het DNA in de chromosomen bij mensen komt 99,5% overeen en toch zijn mensen heel verschillend.

HET GENOOM

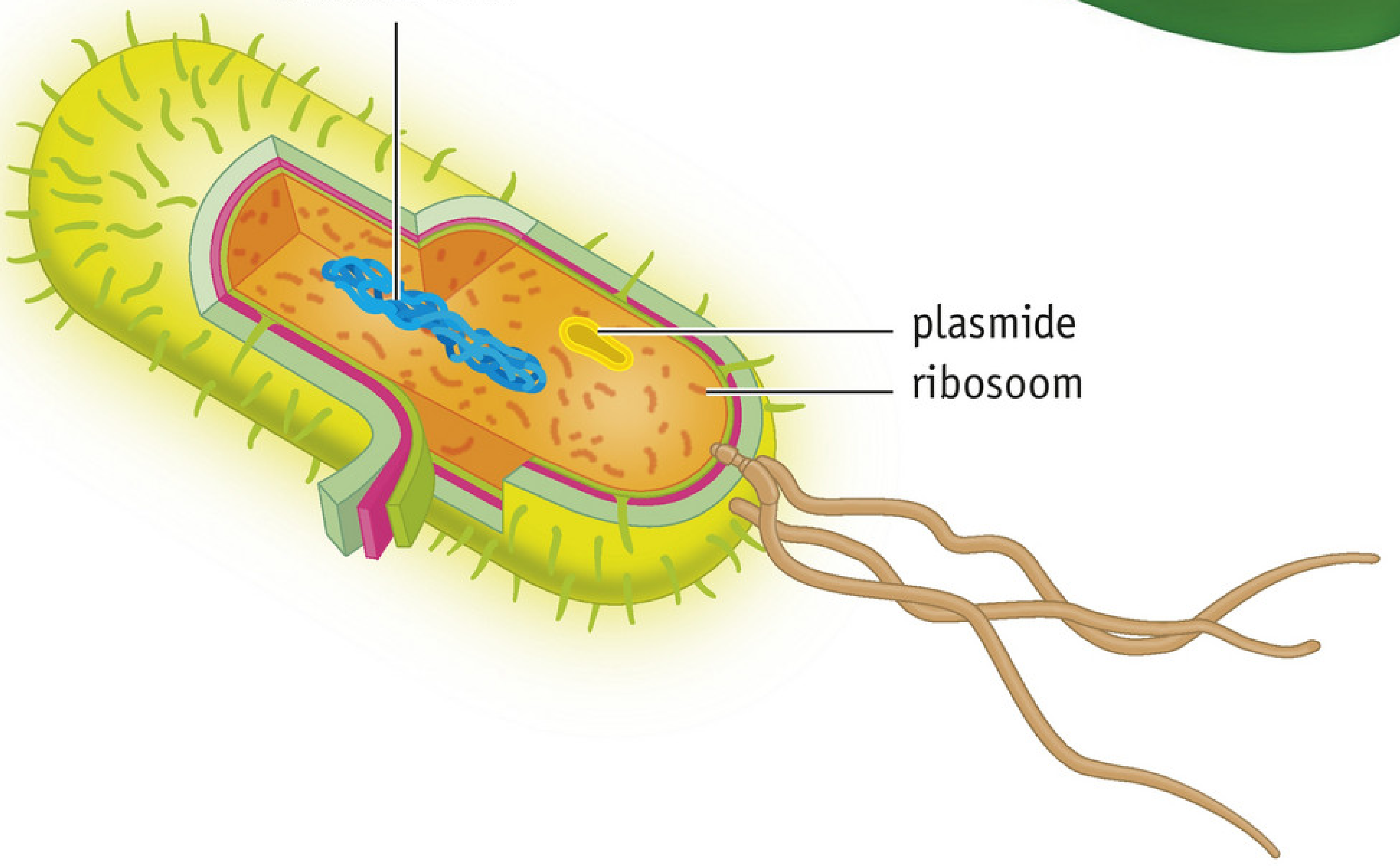
Je lichaam is opgebouwd uit veel verschillende cellen die verschillende functies hebben. Bijna elke cel heeft een celkern met daarin DNA (desoxyribonucleïnezuur), dat de informatie voor je erfelijke eigenschappen bevat. Het DNA bepaalt de functie van een cel en levert de instructies waarmee ribosomen in de cel verschillende soorten eiwitten (proteïnen) kunnen synthetiseren. De bouw van een eiwit bepaalt de eigenschappen en functie(s) van het eiwit. Enkele eiwitten zijn bijvoorbeeld verantwoordelijk voor de kleur van je ogen, je bloedgroep en je lichaamslengte.
Het geheel aan erfelijke informatie in een cel van een organisme noem je het **genoom**. Alle cellen van een organisme hebben hetzelfde genoom. Bij eukaryoten omvat het genoom het DNA in alle chromosomen in de celkern (**kernDNA**) en het DNA in mitochondriën (**mtDNA**) en chloroplasten (zie afbeelding 1). Mitochondriën en chloroplasten functioneren onafhankelijk van de rest van de cel. Ze gebruiken hiervoor de informatie die vastligt in hun eigen DNA.
Bij prokaryoten vormt al het DNA dat los in het cytoplasma van de cel voorkomt het genoom. Prokaryoten hebben een circulair DNA-molecuul. Sommige prokaryoten bezitten **plasmiden**: korte stukjes circulair DNA (zie afbeelding 2).

▼ **Afb. 1** Mitochondriën en chloroplasten bezitten hun eigen DNA.





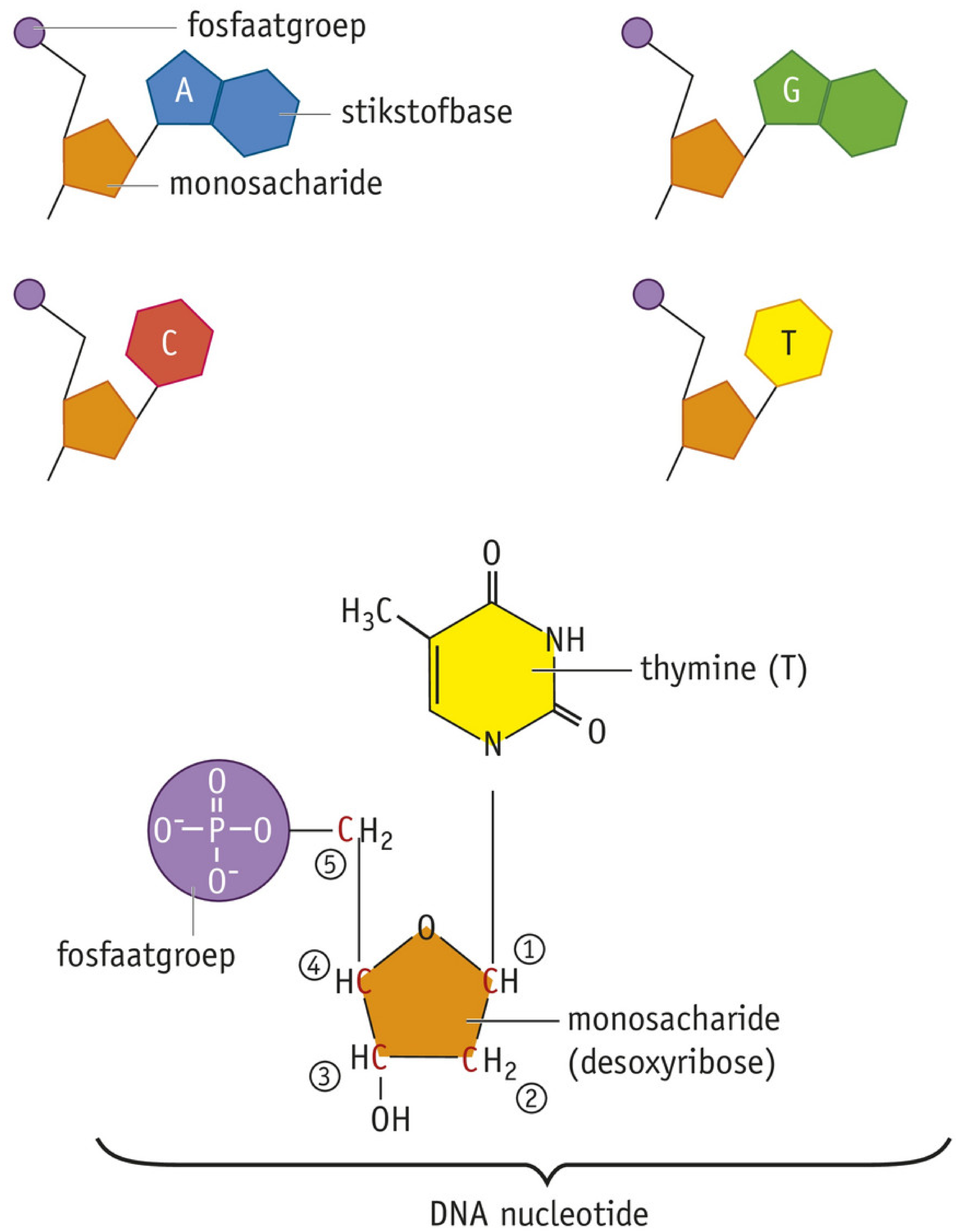
▶ **Afb. 2** Een bacterie met een circulair DNA-molecuul en plasmiden.



DE BOUW VAN DNA

Een DNA-molecuul is een **nucleïnezuur**. Nucleïnezuren werden voor het eerst ontdekt in een celkern (nucleus). Later bleek dat ook in het cytoplasma nucleïnezuren voorkomen. DNA bestaat uit twee ketens van aan elkaar gekoppelde nucleotiden. Een **nucleotide** is opgebouwd uit de monosacharide **desoxyribose**, een fosfaatgroep en een stikstofbase (zie afbeelding 3). De stikstofbasen die voorkomen in DNA-moleculen zijn **adenine** (A), **thymine** (T), **cytosine** (C) en **guanine** (G).

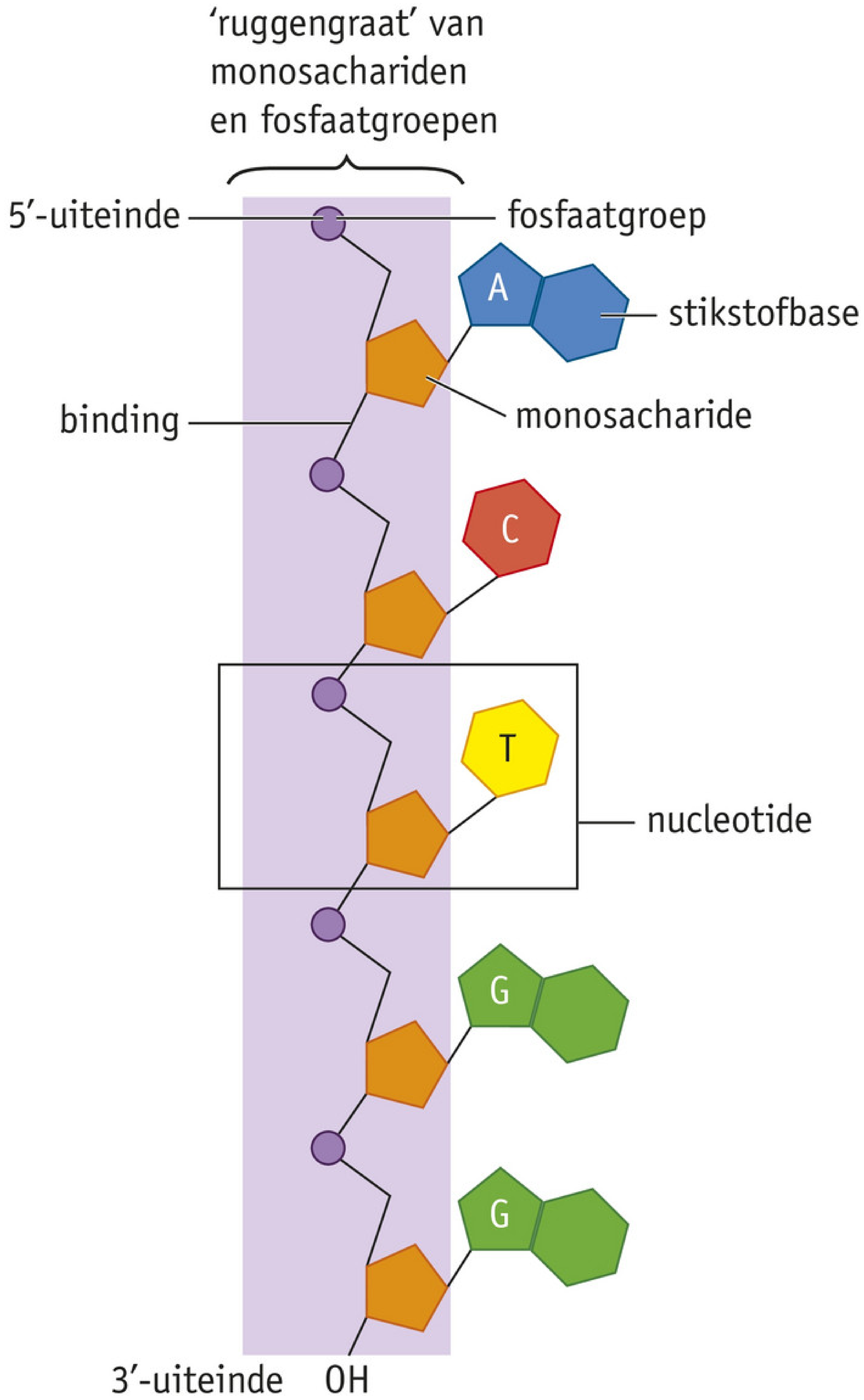
Afb. 3 Nucleotiden in DNA.



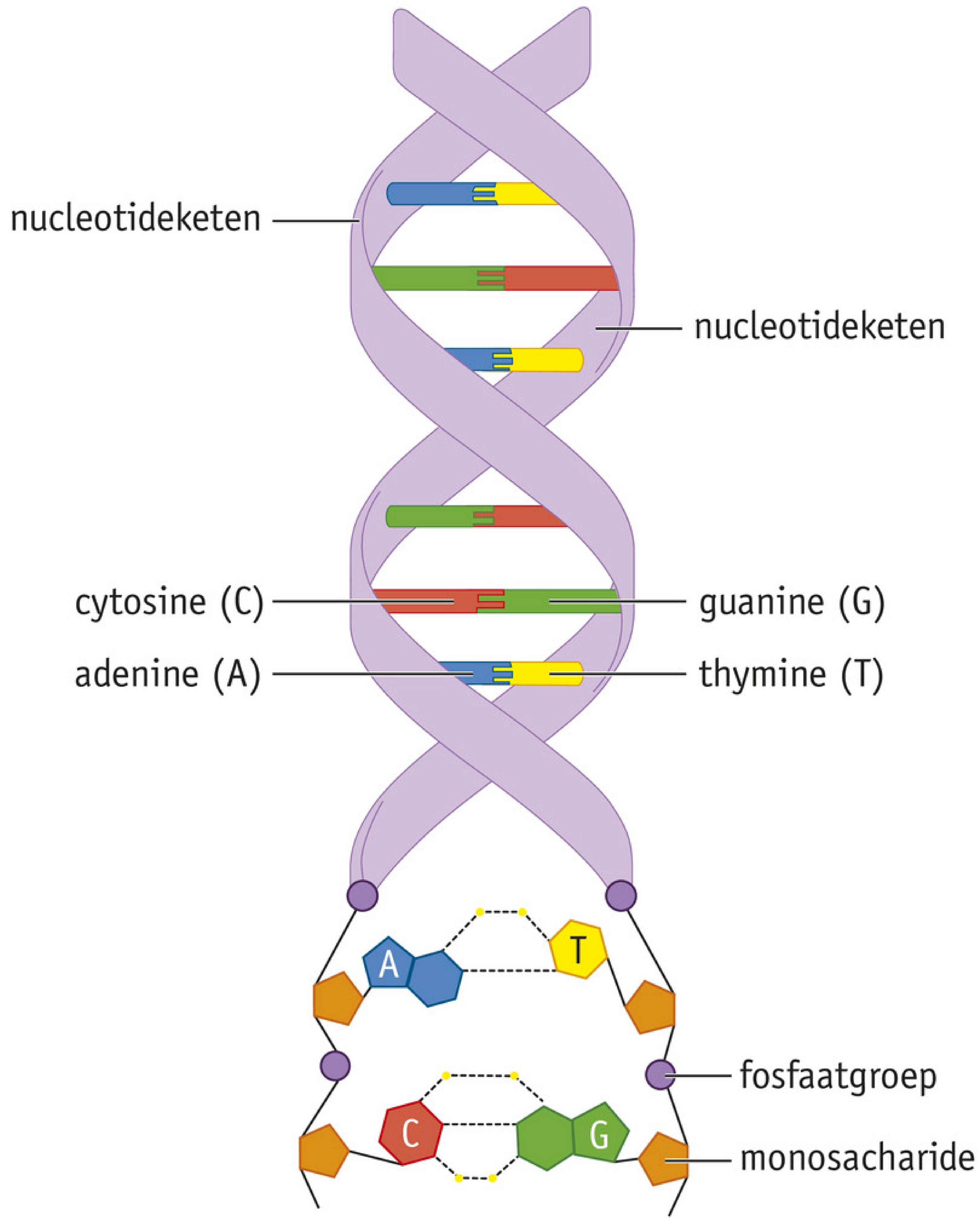
Desoxyribose heeft vijf C-atomen (zie afbeelding 3). De fosfaatgroep zit in een nucleotide gebonden aan het vijfde C-atoom en de stikstofbase aan het eerste C-atoom. Bij het aan elkaar koppelen van nucleotiden (polymerisatie) gaat het derde C-atoom van desoxyribose door een condensatiereactie een binding aan met de fosfaatgroep van het volgende nucleotide. De lange keten die zo ontstaat, is een polymeer van afwisselend aan elkaar gekoppelde monosachariden en fosfaatgroepen. In afbeelding 4 kun je zien dat de beide uiteinden van dit **enkelstrengs DNA-molecuul** verschillend zijn. Aan het ene uiteinde bevindt zich een fosfaatgroep (het **5'-uiteinde**). Aan het andere uiteinde bevindt zich een OH-groep die aan het derde C-atoom van desoxyribose vastzit (het **3'-uiteinde**). Dit onderscheid is belangrijk, omdat DNA altijd in de richting van het 3'-uiteinde naar het 5'-uiteinde wordt afgelezen en gekopieerd.
De stikstofbasen steken aan de zijkant uit de keten en kunnen door **basenparing** twee DNA-nucleotideketens met elkaar verbinden waarbij elke stikstofbase zijn vaste bindingspartner heeft. Adenine vormt altijd een paar met thymine en guanine met cytosine. Door deze vaste basenparing zijn de twee nucleotideketens van een DNA-molecuul complementair (zie afbeelding 5). De basenparing komt tot stand door waterstofbruggen. Dat zijn zwakke bindingen, maar door hun grote aantal

houden zij de twee nucleotideketens bijeen. In een **dubbelstrengs DNA-molecuul** hebben de ketens een **helixstructuur** (spiraalvorm). De ketens lopen in tegengestelde richting: de ene keten van 3' naar 5' en de andere van 5' naar 3'.

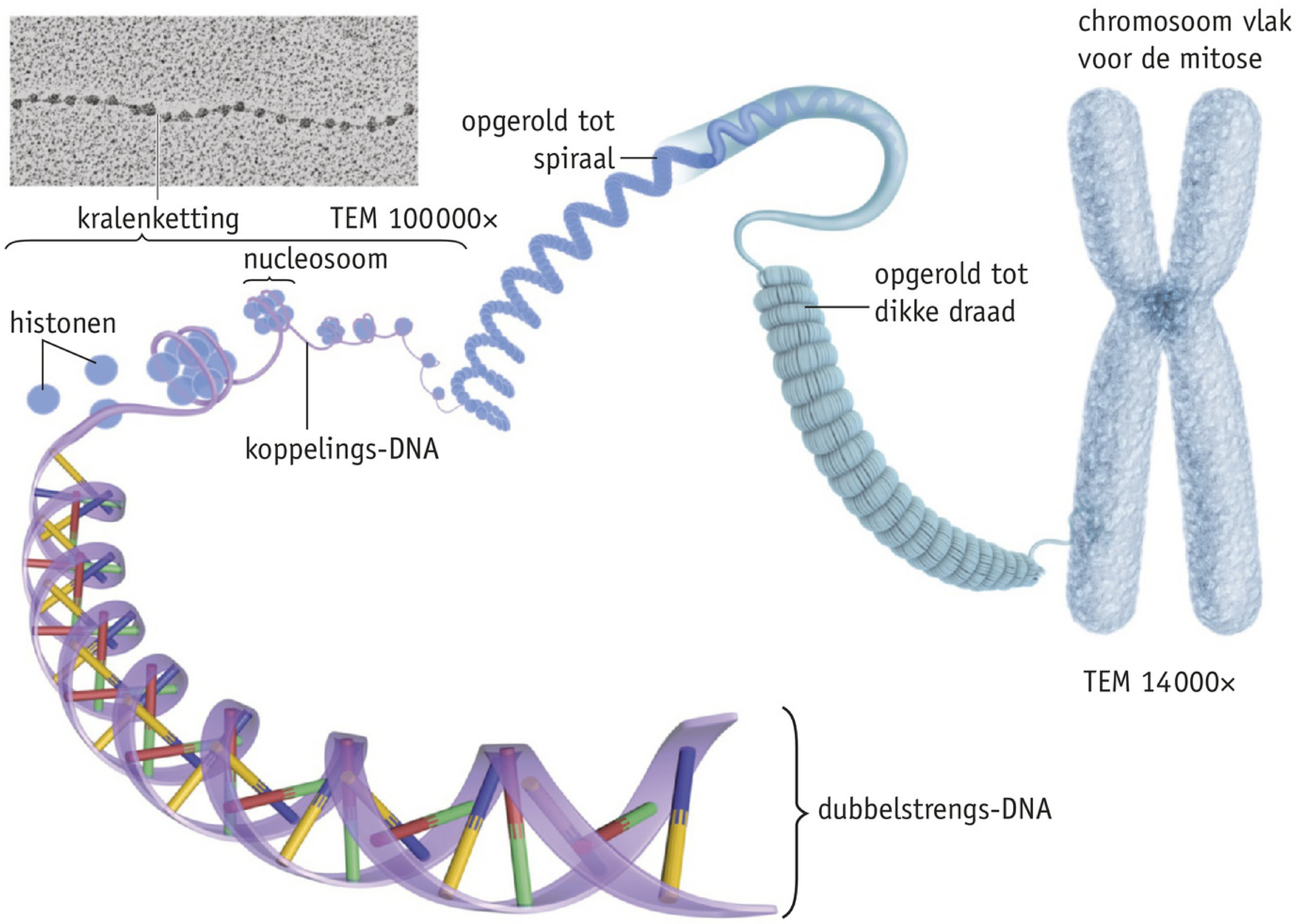
▼ **Afb. 4** Aan elkaar gekoppelde nucleotiden in enkelstrengs DNA (schematisch).



▼ **Afb. 5** In een dubbelstrengs DNA-molecuul liggen twee complementaire nucleotideketens in een helixstructuur om elkaar heen.



Bij eukaryoten is het DNA in de celkern verdeeld over verschillende chromosomen. Elk chromosoom bestaat uit een enkel, zeer lang dubbelstrengs DNA-molecuul. Het langste DNA-molecuul in een chromosoom van de mens is ongeveer vijf centimeter. Een DNA-molecuul past in een celkern doordat het een compacte vorm heeft. Afhankelijk van de fase van de celcyclus waarin de cel verkeert, is een DNA-molecuul strakker of losser opgerold. Het is eerst rond een aantal eiwitten gewikkeld: de **histonen**. Een aantal histonen vormt samen met het eromheen gewikkeld DNA een **nucleosoom**. Het DNA tussen twee opeenvolgende nucleosomen noem je koppelings-DNA. Door de afwisseling van koppelings-DNA en nucleosomen krijgt het DNA-molecuul het uiterlijk van een kralenketting (zie afbeelding 6). Voorafgaand aan een celdeling wordt deze kralenketting opgerold tot een spiraal (spiraliseren) die verder wordt opgerold tot een dikkere draad. Door lussen en vouwen kan het DNA nog compacter worden.



Afb. 6 Een DNA-molecuul van een eukaryoot wordt compacter gemaakt.

DNA-SEQUENTIE

De volgorde waarin nucleotiden in een DNA-molecuul zijn gerangschikt, noem je een **sequentie** (zie afbeelding 7). Een gen is een deel van een DNA-molecuul dat de code (DNA-sequentie) bevat waarmee ribosomen een of meer eiwitten kunnen synthetiseren. Doordat in de DNA-sequentie variaties voorkomen, zullen ribosomen verschillende soorten eiwitten synthetiseren.

Afb. 7 Een sequentie van nucleotiden in een enkelstrengs DNA-molecuul.

GATATTAGGTCCTGATTGCTAGCTAGCTAGCTAGCTAGCT
ATCGTCGATCGATCGATCGATTGGCTATCGATCGATCGAT
ATTCCGAGCTAGCTATATAGCTAGCTAGCTAGCTAGCGTA
TCGATCGCTGCTAGCTATATCCGATGCGCTATGCTAGCTG
GATATTAGGTCCTGATTGCTAGCTAGCTAGCTAGCTAGCT
ATCGTCGATCGATCGATCGATTGGCTATCGATCGATCGAT
ATTCCGAGCTAGCTATATAGCTAGCTAGCTAGCTAGCGTA
TCGATCGCTGCTAGCTATATCCGATGCGCTATGCTAGCTG
GATATTAGGTCCTGATTGCTAGCTAGCTAGCTAGCTAGCT
ATCGTCGATCGATCGATCGATTGGCTATCGATCGATCGAT
ATTCCGAGCTAGCTATATAGCTAGCTAGCTAGCTAGCGTA
TCGATCGCTGCTAGCTATATCCGATGCGCTATGCTAGCTG
GATATTAGGTCCTGATTGCTAGCTAGCTAGCTAGCTAGCT
ATCGTCGATCGATCGATCGATTGGCTATCGATCGATCGAT
ATTCCGAGCTAGCTATATAGCTAGCTAGCTAGCTAGCGTA
TCGATCGCTGCTAGCTATATCCGATGCGCTATGCTAGCTG
GATATTAGGTCCTGATTGCTAGCTAGCTAGCTAGCTAGCT
ATCGTCGATCGATCGATCGATTGGCTATCGATCGATCGAT
ATTCCGAGCTAGCTATATAGCTAGCTAGCTAGCTAGCGTA
TCGATCGCTGCTAGCTATATCCGATGCGCTATGCTAGCTG
GATATTAGGTCCTGATTGCTAGCTAGCTAGCTAGCTAGCT
ATCGTCGATCGATCGATCGATTGGCTATCGATCGATCGAT
ATTCCGAGCTAGCTATATAGCTAGCTAGCTAGCTAGCGTA
TCGATCGCTGCTAGCTATATCCGATGCGCTATGCTAGCTG
ACTCGTAGCTAGCTAGCTAGCTAGCTAGCTAGCTAGCGCT

NIET-CODEREND DNA

Bij sommige eukaryoten bestaat maar een klein deel van het DNA in een cel uit genen. Het overige DNA codeert niet voor eiwitten en wordt daarom **niet-coderend DNA** genoemd. Bij de mens bestaat ongeveer 98,5% van het genoom uit niet-coderend DNA. Ook binnen genen worden stukken coderend DNA afgewisseld met stukken DNA-sequentie die geen code bevatten. Aanvankelijk werd gedacht dat niet-coderend DNA geen functie had. Daarom werd het 'junk-DNA' genoemd. Wetenschappers hebben ontdekt dat sommige delen van het niet-coderend DNA niet coderen voor eiwitten maar voor andere moleculen. Deze moleculen hebben een regulerende functie bij de synthese van eiwitten. Soms heeft het niet-coderende DNA zelf een regulerende functie bij de eiwitsynthese. Een deel van het niet-coderend DNA bestaat uit **repetitief DNA**. Dat zijn herhalingen van korte nucleotidesequenties. Een ander deel bestaat uit genen die hun functie hebben verloren, zoals bijvoorbeeld een gen voor de aanmaak van eigeel bij zoogdieren.

opdrachten

1 In welke celorganellen van een bladcel bevindt zich het genoom van een tomatenplant?

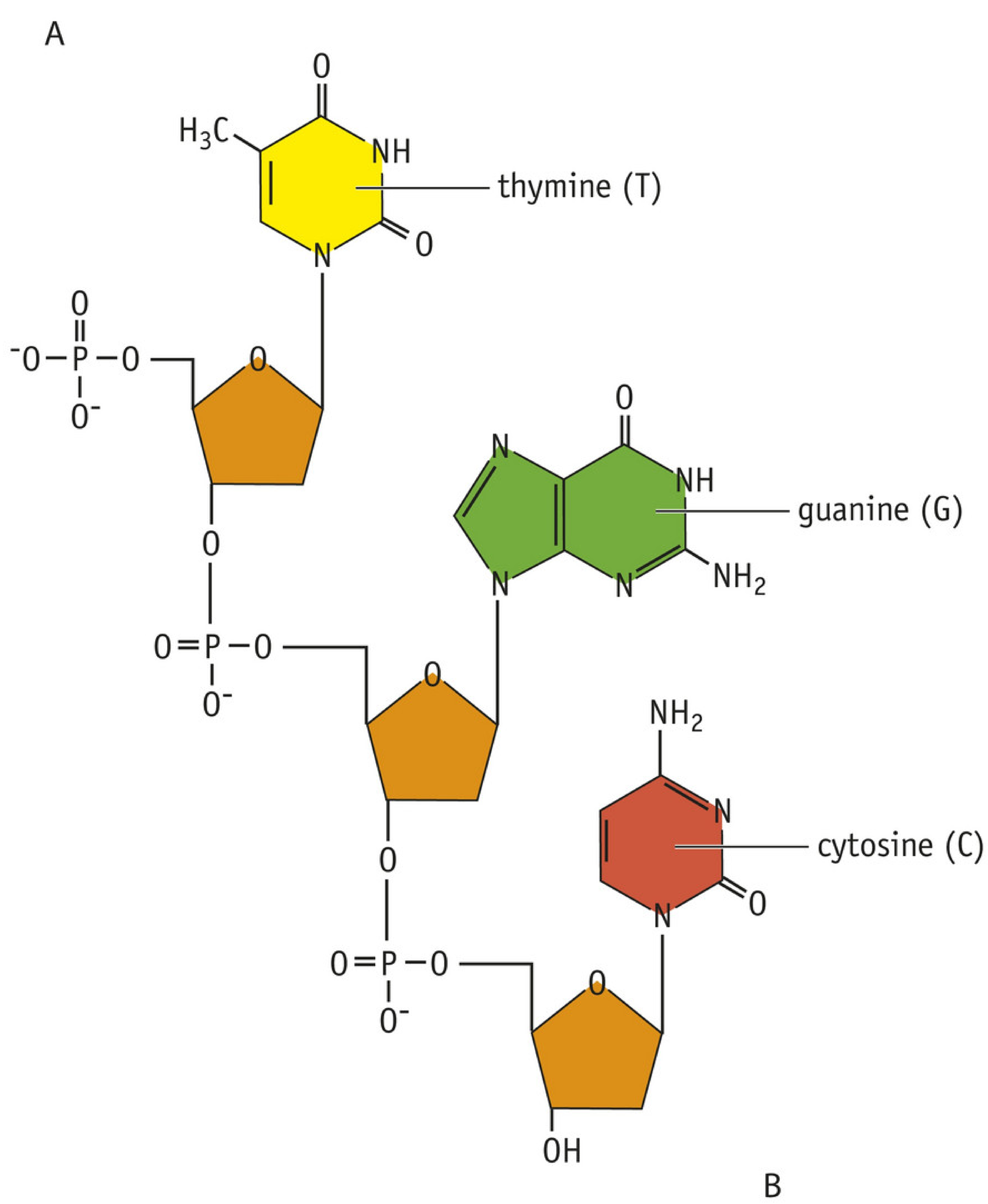
2 Van dubbelstrengs DNA heeft één streng de nucleotidesequentie CGGATACGGTTA.

a Wat is de nucleotidesequentie van de complementaire streng?

b DNA is opgebouwd uit slechts vier verschillende nucleotiden. Hoe kunnen vier verschillende nucleotiden coderen voor heel veel verschillende eiwitten?

c Afbeelding 8 is de structuurformule van een klein deel van een DNA-molecuul. Bevindt het 5'-uiteinde zich aan de A-kant of aan de B-kant van het DNA-molecuul? Leg je antwoord uit.

▶ **Afb. 8** Structuurformule van een klein deel van een DNA-molecuul.



3 Pseudogenen zijn genen die hun functie hebben verloren. Het gen voor de aanmaak van eigeel bij zoogdieren kun je een ‘pseudogen’ noemen.

a Leg uit waarom.

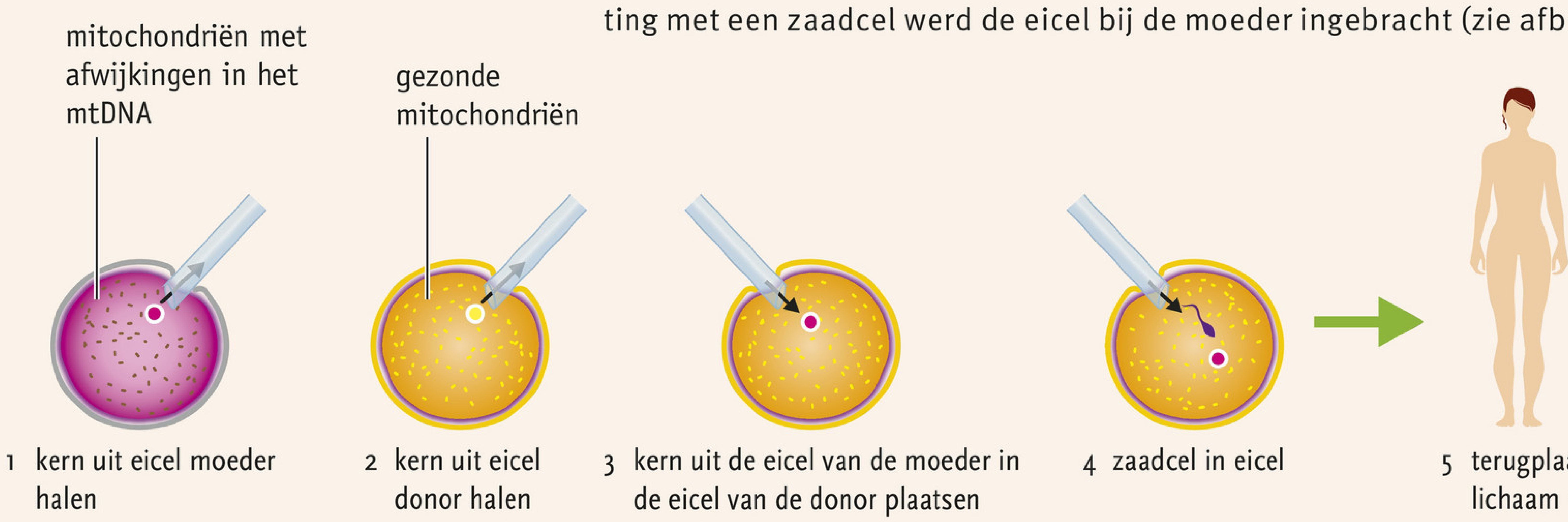
b Mensen bezitten het gen voor de aanmaak van vitamine C in hun DNA, maar maken het toch niet zelf aan. De meeste andere zoogdieren doen dat wel. Leg uit waarom bij mensen het gen voor de aanmaak van vitamine C niet tot expressie komt (dus uit staat).

CONTEXT Wetenschap

Drie biologische ouders

In april 2016 is voor het eerst een baby geboren uit twee eicellen. De baby heeft het DNA van drie ouders: twee moeders en een vader. De geboorte werd na vijf maanden bekendgemaakt door het wetenschappelijk tijdschrift *New Scientist*. De drie-oudertechniek was nodig, omdat de moeder van de baby een erfelijke DNA-afwijking (een mutatie) heeft in haar mitochondriën waardoor ze geen gezonde kinderen kan krijgen. Een tweede vrouw doneerde daarom haar eicel met gezonde mitochondriën. Mitochondriën bevatten maar een honderdste procent van het erfelijk materiaal van een mens. Laboranten transplanteerden vervolgens de kern uit de eicel van de moeder naar de donoreicel. Na bevruchting met een zaadcel werd de eicel bij de moeder ingebracht (zie afbeelding 9).

▼ **Afb. 9** Methode om te voorkomen dat mtDNA met erfelijke afwijkingen wordt doorgegeven aan een nakomeling.



opdrachten

4 Mitochondriale aandoeningen komen vaak voor in weefsels en organen die veel energie nodig hebben.

a Leg dit uit.

b Bij het voorkomen van de overerving van mitochondriale aandoeningen worden alleen de mitochondriën van de moeder vervangen en niet van de vader. Verklaar dit.

c Volgens de arts gaat het kind niet op alle drie de ouders lijken. Leg dat uit.

5 Net als in kernDNA vinden in het gehele mtDNA mutaties plaats. Aangenomen wordt dat de mutatiesnelheid in de loop van het bestaan van de mens op aarde niet is veranderd. Deze gegevens werden gebruikt bij een onderzoek naar de verwantschap tussen verschillende bevolkingsgroepen. Uit dit onderzoek bleek dat de verschillen in mtDNA tussen autochtone bevolkingsgroepen onderling in Afrika groter zijn dan die tussen autochtone bevolkingsgroepen onderling in Oost-Azië.
Welke bevolkingsgroepen hebben langere tijd onderling van elkaar geïsoleerd geleefd: de Afrikaanse bevolkingsgroepen of de Oost-Aziatische bevolkingsgroepen? Leg je antwoord uit.

Leerdoelen

- Je kunt het proces van DNA-replicatie toelichten en beschrijven hoe DNA-replicatie plaatsvindt.
- Je kunt uitleggen op welke manieren de basenvolgorde in het DNA kan worden bepaald en hoe met de verkregen gegevens door DNA-analyse de graad van verwantschap van soorten kan worden vastgesteld.

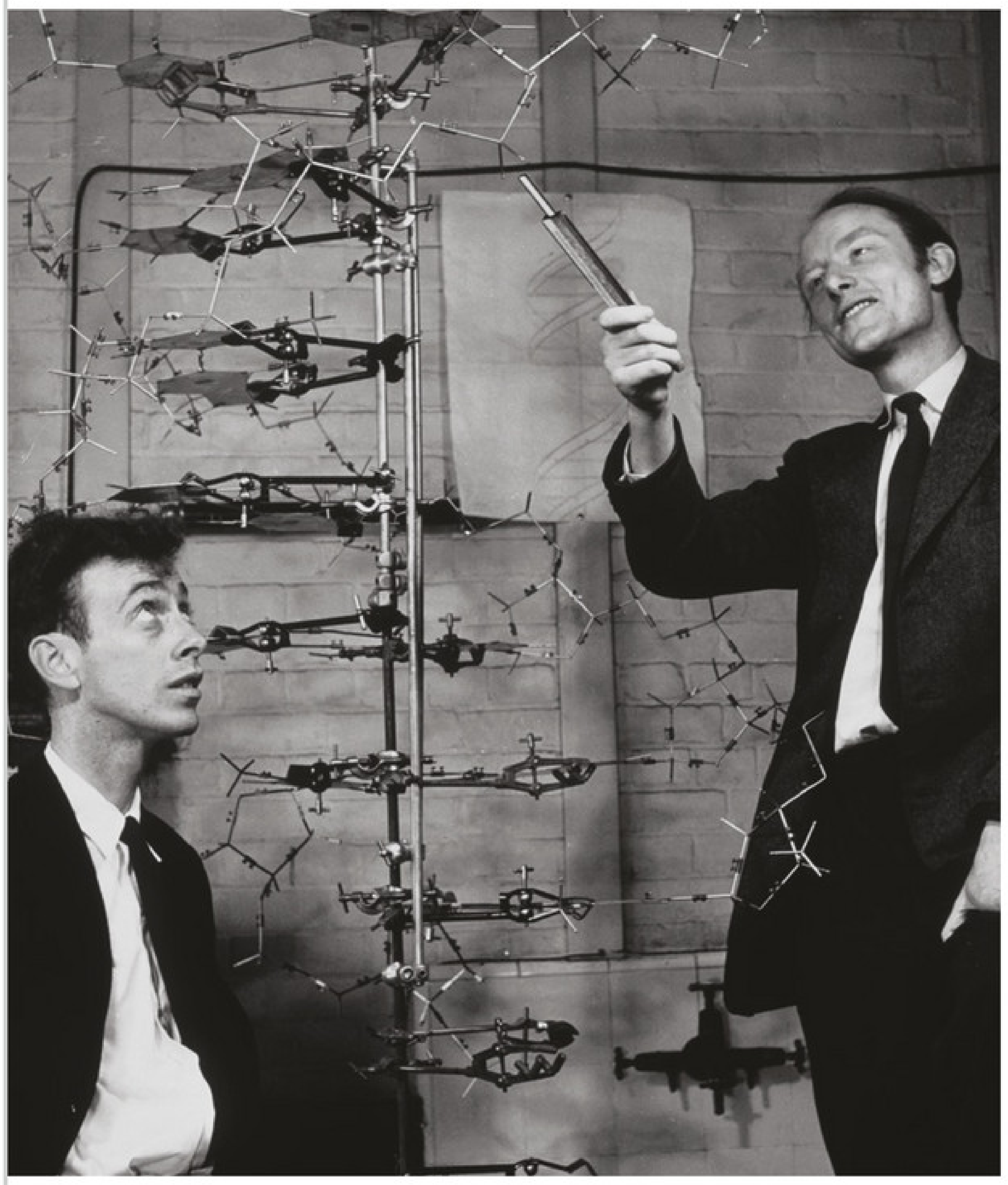
2 DNA-replicatie

Voordat een cel deelt, wordt het DNA in de kern gekopieerd. Het DNA wordt bij de deling verdeeld over de dochtercellen. Hierdoor bezitten alle cellen in je lichaam een kopie van je DNA, behalve de rode bloedcellen.

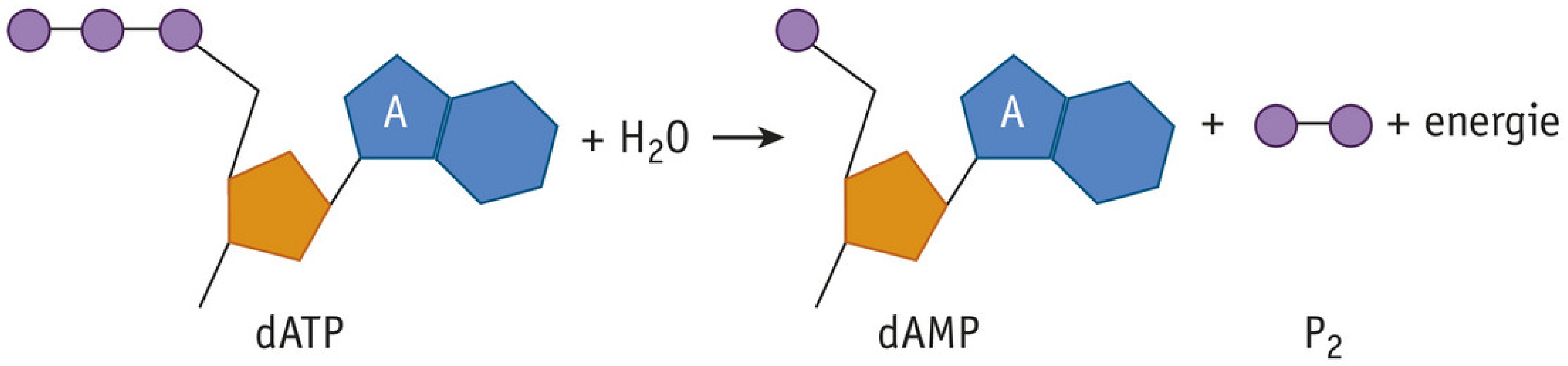
REPLICATIESTARTPUNT EN REPLICATIEBEL

Dankzij onderzoek van andere wetenschappers is het Watson en Crick in 1953 gelukt om de structuur van DNA te bepalen (zie afbeelding 10) en te verklaren hoe de sequentie van nucleotiden in dubbelstrengs DNA door complementaire basenparing gemakkelijk kan worden gekopieerd.
Het kopiëren van het DNA (**DNA-replicatie**) vindt plaats tijdens de **S-fase** van de celcyclus. In het kernplasma bevinden zich onder andere de vrije nucleotiden dATP, dTTP, dGTP en dCTP. Ze bestaan elk uit desoxyribose (d), een base (A, T, G of C) en drie fosfaatgroepen (TP). De bindingen tussen de fosfaatgroepen bevatten veel chemische energie. Door twee fosfaatgroepen af te splitsen, komt energie vrij (zie afbeelding 11).

▼ **Afb. 10** Watson en Crick met het DNA-model.

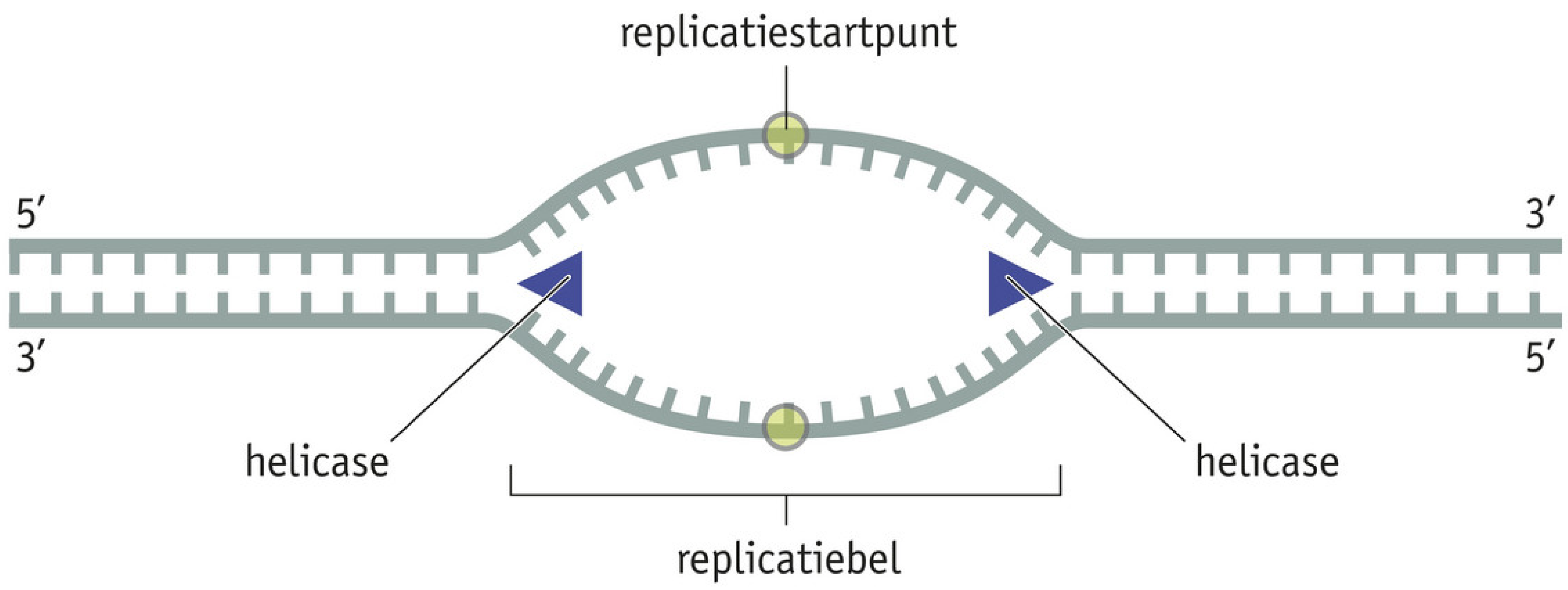


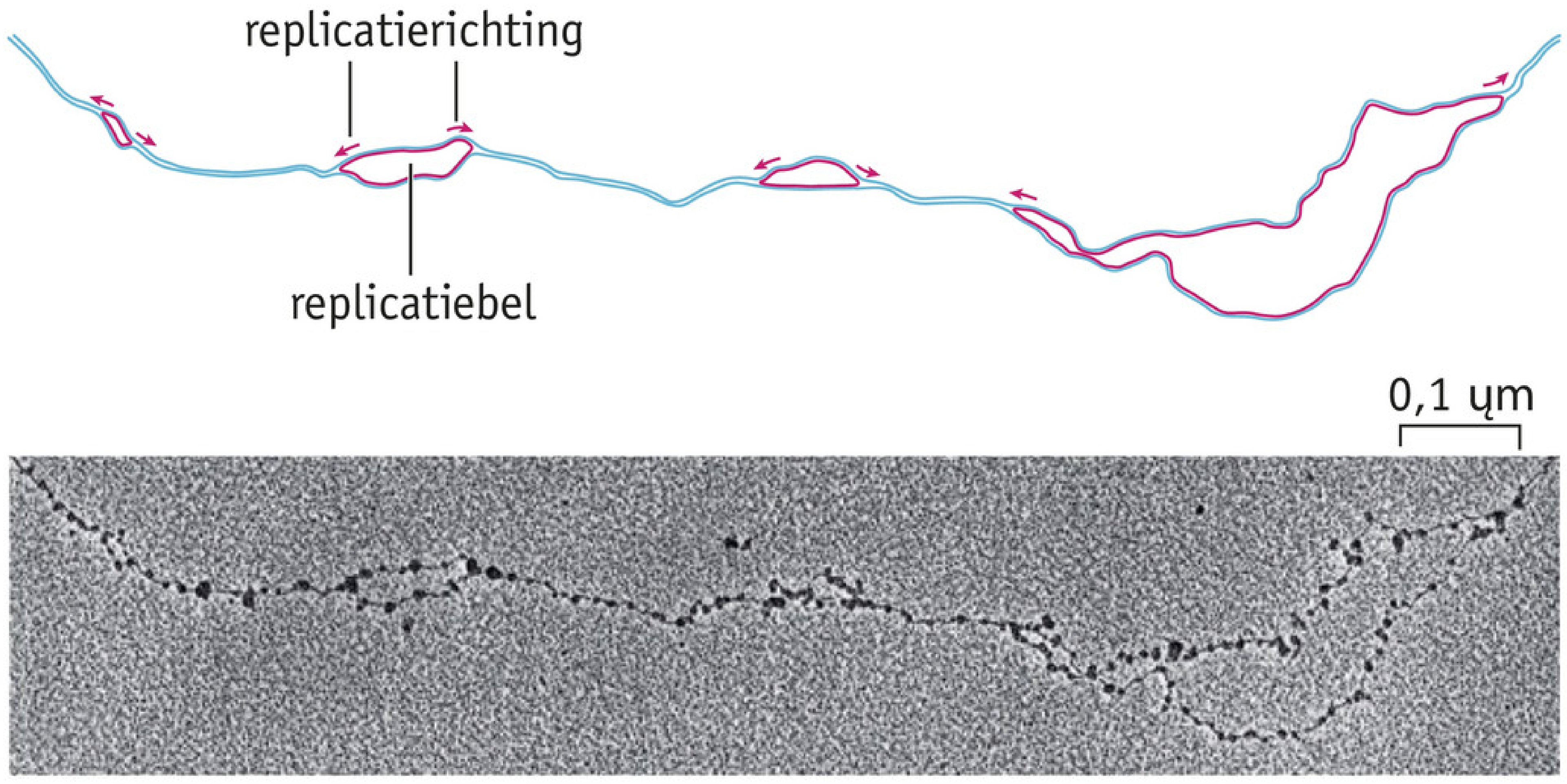
▼ **Afb. 11** dATP wordt omgezet in dAMP.



DNA-replicatie begint bij een replicatiestartpunt. In twee richtingen worden de waterstofbruggen tussen de basenparen verbroken door het enzym **helicase**. De helixstructuur verdwijnt vervolgens en de twee strengen van het DNA-molecuul gaan uit elkaar. Hierdoor ontstaat een **replicatiebel** (zie afbeelding 12). Bij eukaryote organismen bevat een DNA-molecuul meerdere replicatiestartpunten (zie afbeelding 13). Een DNA-molecuul van een prokaryoot organisme heeft slechts één replicatiestartpunt.

▶ **Afb. 12** Een replicatiebel in een DNA-molecuul.



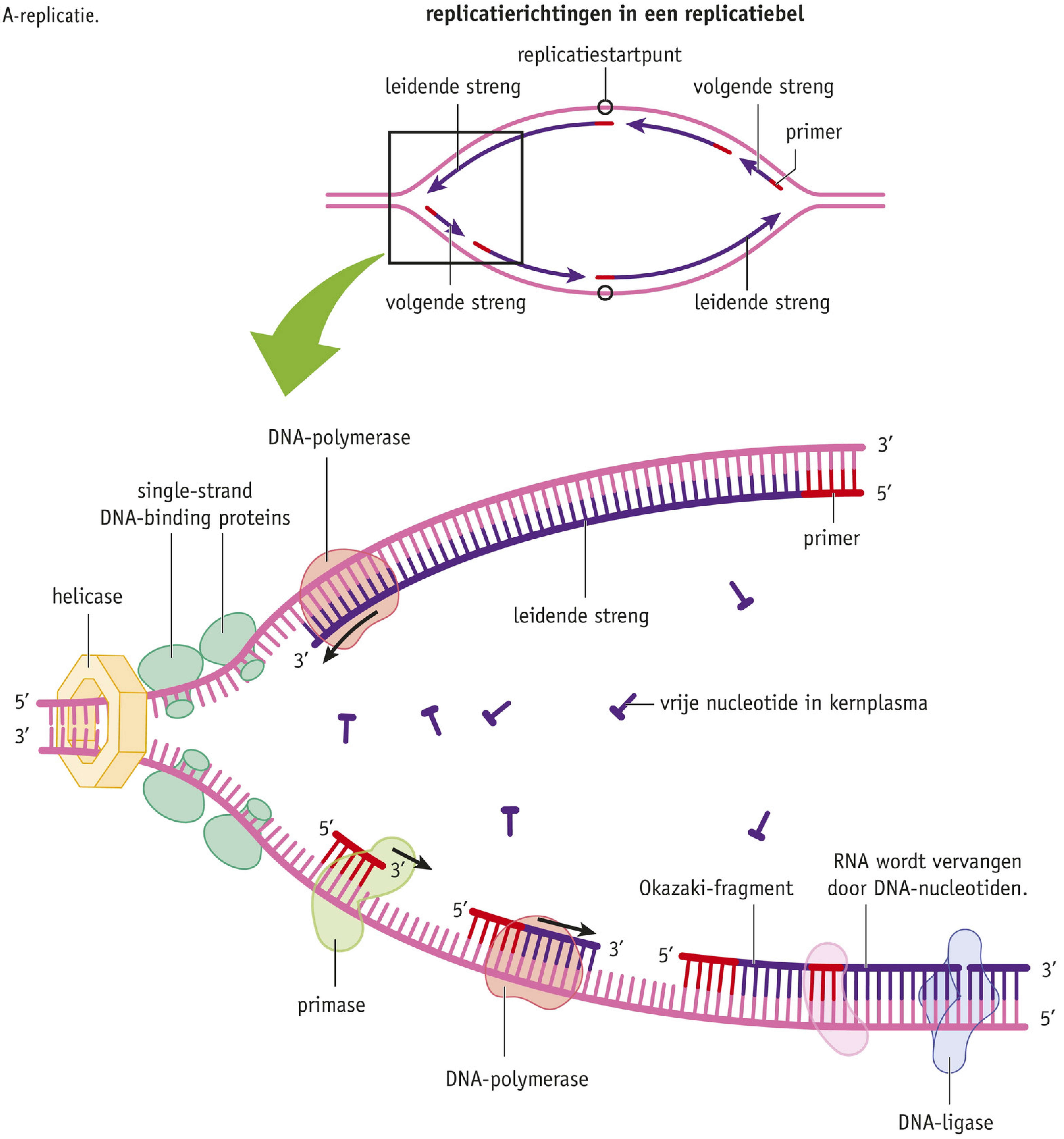


▶ **Afb. 13** Replicatiebellen in een eukaryoot DNA-molecuul.

CONSTANTE EN ONDERBROKEN REPLICATIE

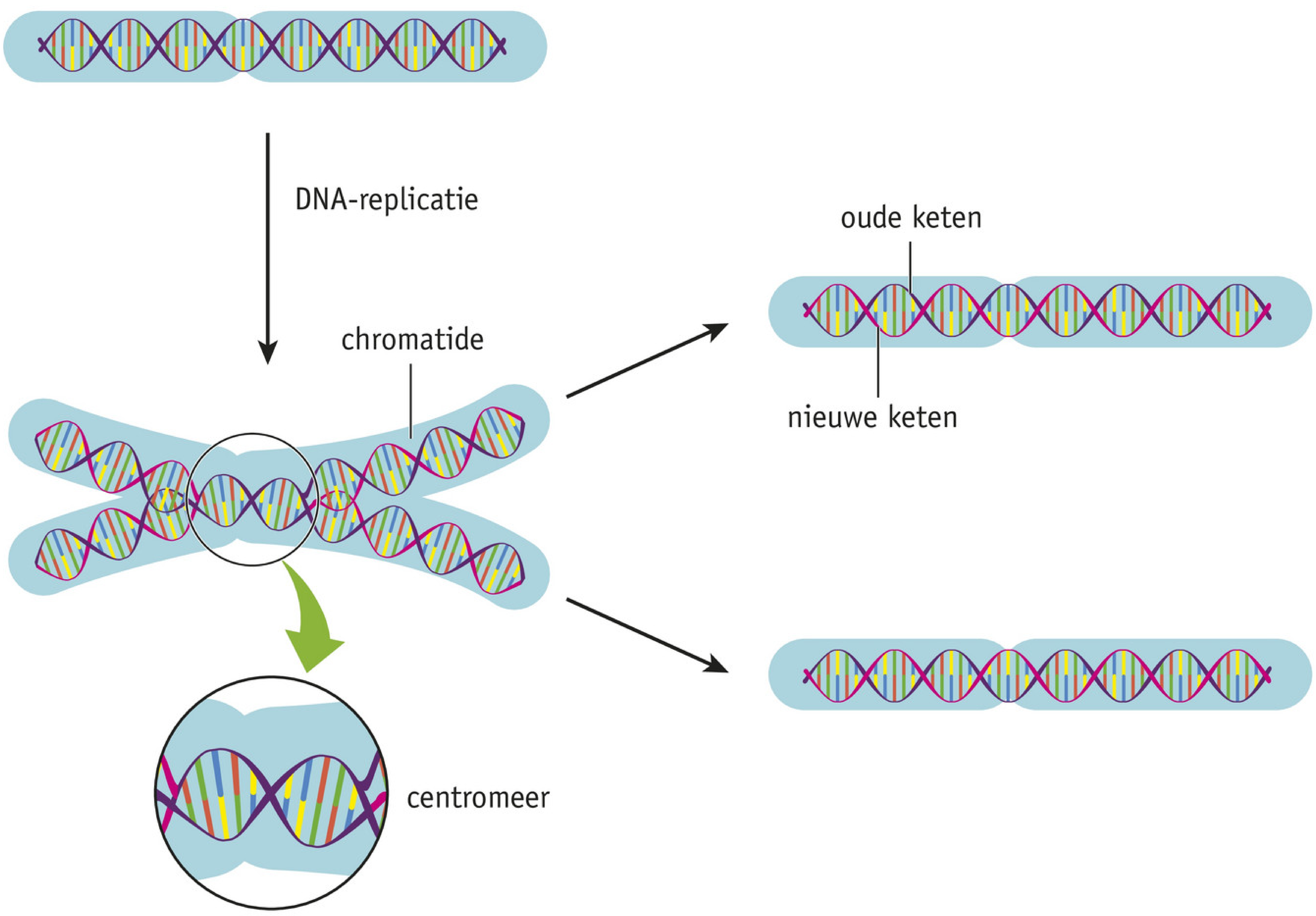
Op de plaats waar de basenparing is verbroken, binden speciale eiwitten (SSBP's, single-strand DNA-binding proteins) aan de strengen. Daardoor wordt voorkomen dat de vrijgekomen basen in een replicatiebel opnieuw waterstofbruggen gaan vormen met de vrijgekomen basen in de andere streng (zie afbeelding 14).
De replicatie begint met een **primer**. Dat is een kort stukje van het nucleïnezuur RNA dat wordt gesynthetiseerd door het enzym primase. Het is complementair aan een deel van de DNA-sequentie. DNA-polymerase kan namelijk alleen nucleotiden vastplakken aan het 3’-uiteinde van een al bestaande streng. Vanaf een primer kan het enzym **DNA-polymerase** vervolgens langs de enkelstrengs (single-strand) ketens schuiven en dATP, dTTP, dGTP of dCTP uit het kernplasma binden aan de vrijgekomen stikstofbasen. Hiervoor wordt de energie gebruikt die vrijkomt door het afsplitsen van twee fosfaatgroepen. Zo ontstaan twee dubbelstrengs DNA-moleculen die elk uit een oude en een nieuwe keten bestaan.
Doordat DNA-polymerase van het 3’-uiteinde naar het 5’-uiteinde een DNA-streng afleest (**afleesrichting**), wordt de nieuwe streng gesynthetiseerd in de richting van het 5’-uiteinde naar het 3’-uiteinde. Een volgend nucleotide bindt aan het 3’-uiteinde van een nucleotide dat al is ingebouwd. Langs beide nucleotideketens bewegen DNA-polymerase-enzymen zich in tegengestelde richting om een nieuwe keten te synthetiseren.
Replicatie langs een van de strengen in een replicatiebel vindt in twee richtingen plaats. In de ene richting kan DNA-polymerase vanaf het replicatiestartpunt het uit elkaar gaan van de ketens volgen om de **leidende streng** te synthetiseren.
In de andere richting kan DNA-polymerase steeds maar korte stukjes DNA (**Okazaki-fragmenten**) synthetiseren vanaf een primer, doordat dit achterwaarts gebeurt. Het enzym **DNA-ligase** koppelt de Okazaki-fragmenten aan elkaar, waardoor de **volgende streng** wordt gevormd (zie afbeelding 14). Tot slot worden de RNA-primers vervangen door DNA-nucleotiden.

▶ **Afb. 14** DNA-replicatie.



Op plaatsen waar een nieuwe complementaire nucleotideketen langs de oude keten is gevormd, neemt het DNA weer de helixstructuur aan. Het chromosoom bestaat nu uit twee chromatiden. Op de plaats van de centromeer worden de beide chromatiden nog door waterstofbruggen bij elkaar gehouden. Tijdens de mitose gaan de chromatiden uit elkaar en worden ze elk een chromosoom in een dochtercel. Elk DNA-molecuul bestaat dan uit een oude en een nieuwe keten (zie afbeelding 15).

▶ **Afb. 15** Na DNA-replicatie bestaat een DNA-molecuul in een dochtercel uit een oude en een nieuwe keten.

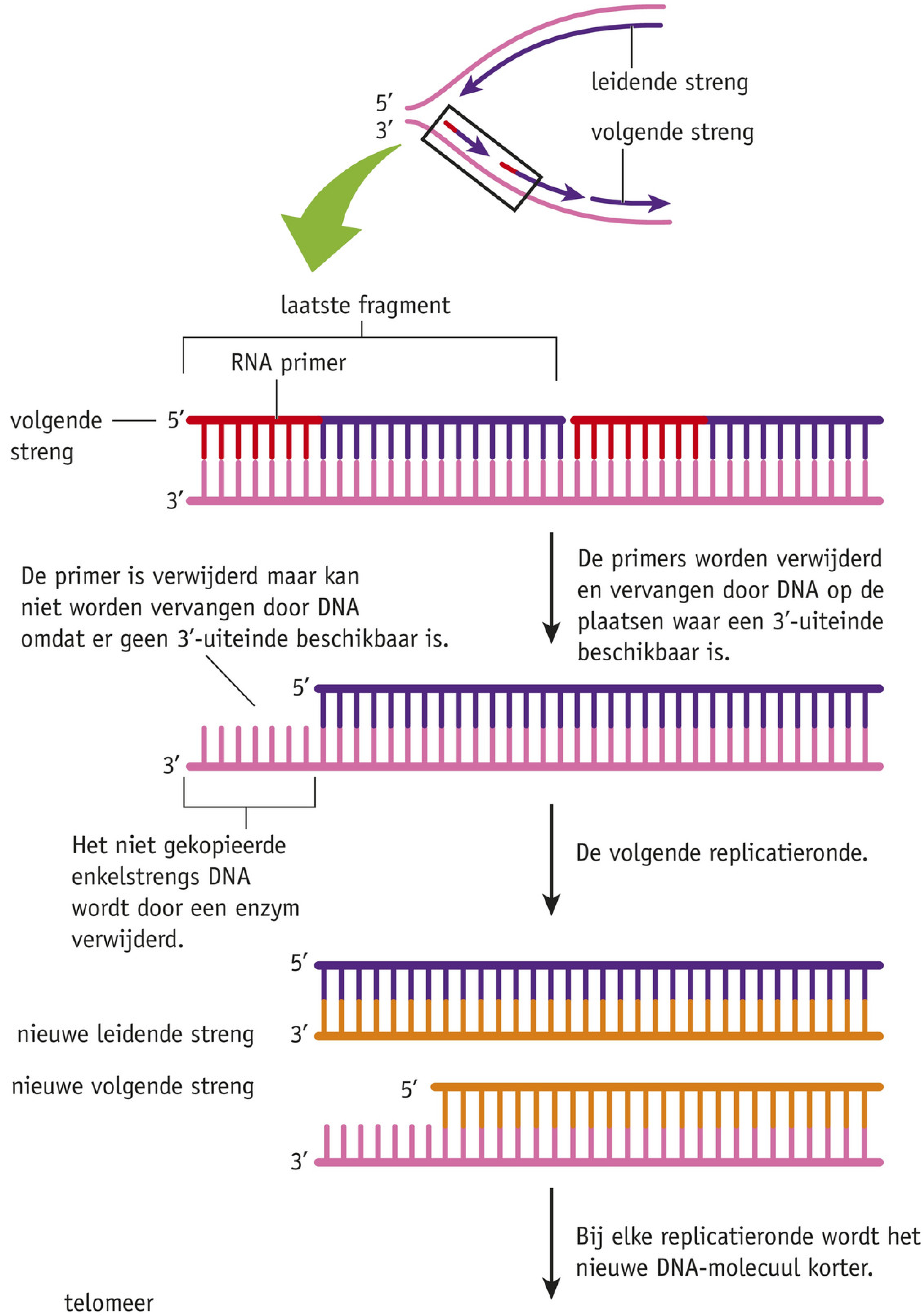


TELOMEREN EN VEROUDERING

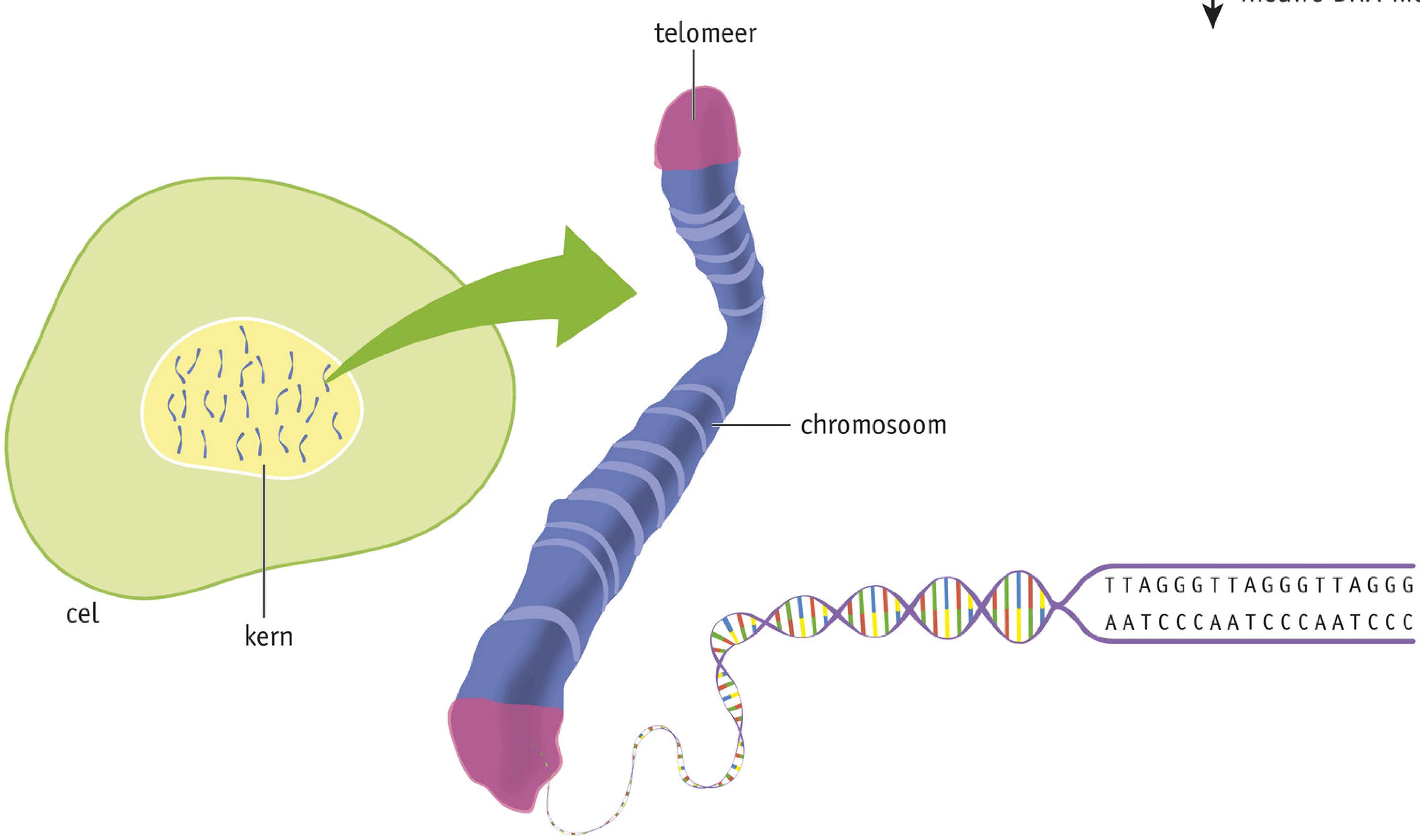
Doordat de RNA-primer, die aan het uiteinde van de DNA-streng bindt, wordt verwijderd, kan DNA-polymerase het uiteinde van de volgende streng niet repliceren. Er is geen 3'-uiteinde beschikbaar waar het enzym nucleotiden aan kan binden (zie afbeelding 16). Het niet-gekopieerde enkelstrengs DNA van de oude streng wordt door een enzym verwijderd. Zo wordt het DNA-molecuul bij elke celdeling korter.

Om te voorkomen dat de genen in het DNA worden beschadigd, bezitten de uiteinden van chromosomen bij eukaryoten telomeren. Een **telomeer** bestaat uit niet-coderend DNA dat is ingekapseld in beschermende eiwitten. Bij mensen bestaat een telomeer uit repetitief DNA: herhalingen van de nucleotidevolgorde 5'-TTAGGG-3' (zie afbeelding 17). In een bevruchte eicel is een telomeer twintigduizend basenparen lang, bij de geboorte nog elfduizend basenparen. Bij elke celdeling wordt een telomeer korter. Na ongeveer vijftig celdelingen is er nog maar een vijfde deel van het telomeer over en kan een cel zich niet meer delen. De cel ondergaat dan apoptose (geprogrammeerde celdood).
De levensduur van de cellen van een organisme hangt af van de lengte van de telomeren en de snelheid waarmee ze korter worden. Dit is bepalend voor de snelheid van de veroudering van een organisme. Mensen gaan niet dood doordat hun cellen niet meer kunnen delen. Daar worden ze niet oud genoeg voor. Ze sterven aan, bijvoorbeeld, kanker of een hartaanval.

▶ **Afb. 16** Een DNA-molecuul wordt bij elke DNA-replicatie korter.



▼ **Afb. 17** Telomeren aan de uiteinden van een chromosoom.



opdrachten

6 **a** Welk enzym komt in actie bij DNA-replicatie nadat de helixstructuur is verdwenen en de twee strengen van het DNA-molecuul uit elkaar zijn gegaan om een replicatiebel te vormen?

b De DNA-replicatie bij een van beide ketens verloopt langzamer dan bij de andere keten.
Verklaar dit verschil.

c Welke omzetting vindt plaats wanneer een dTTP-molecuul bij DNA-replicatie door DNA-polymerase wordt ingebouwd?

7 In afbeelding 18 is het gewichtspercentage van de vier verschillende stikstofbasen in het totale DNA van enkele organismen weergegeven.

a Leg uit dat het gewichtspercentage van adenine vrijwel gelijk is aan dat van thymine.

▶ **Afb. 18** Het gewichtspercentage van de vier verschillende stikstofbasen in het totale DNA van enkele organismen.

Organisme	A	T	C	G
E. coli (darmbacterie)	26,0	23,9	24,9	25,3
Gist	31,3	32,9	18,7	17,1
Haring	27,8	27,5	22,2	22,6
Mens	30,9	29,4	19,9	19,8

b Een onderzoeker slaagt erin vrije nucleotiden in cellen te merken met radioactieve H-atomen. Hierna wordt gedurende de S-fase van een celcyclus gelabeld DNA gevormd.
Bevatten beide chromatiden, die tijdens deze celcyclus worden gevormd, gelabeld DNA of slechts een van beide chromatiden? Leg je antwoord uit.

8 Bij de bacterie *Escherichia coli* (*E. coli*) bedraagt de replicatiesnelheid van een DNA-molecuul duizend nucleotiden per seconde. Het circulair DNA van deze bacterie bevat zo'n vijf miljoen basenparen. De DNA-replicatie verloopt in twee richtingen.

a Hoeveel minuten zijn er nodig voor de replicatie van dit chromosoom?

b Het genoom van de fruitvlieg *Drosophila melanogaster* bestaat uit honderdtwintig miljoen basenparen. Dat is bijna 24× zo veel als dat van *E. coli*. Toch duurt de replicatie tijdens de S-fase maar acht minuten.
Hoe kan de replicatie zo snel verlopen?

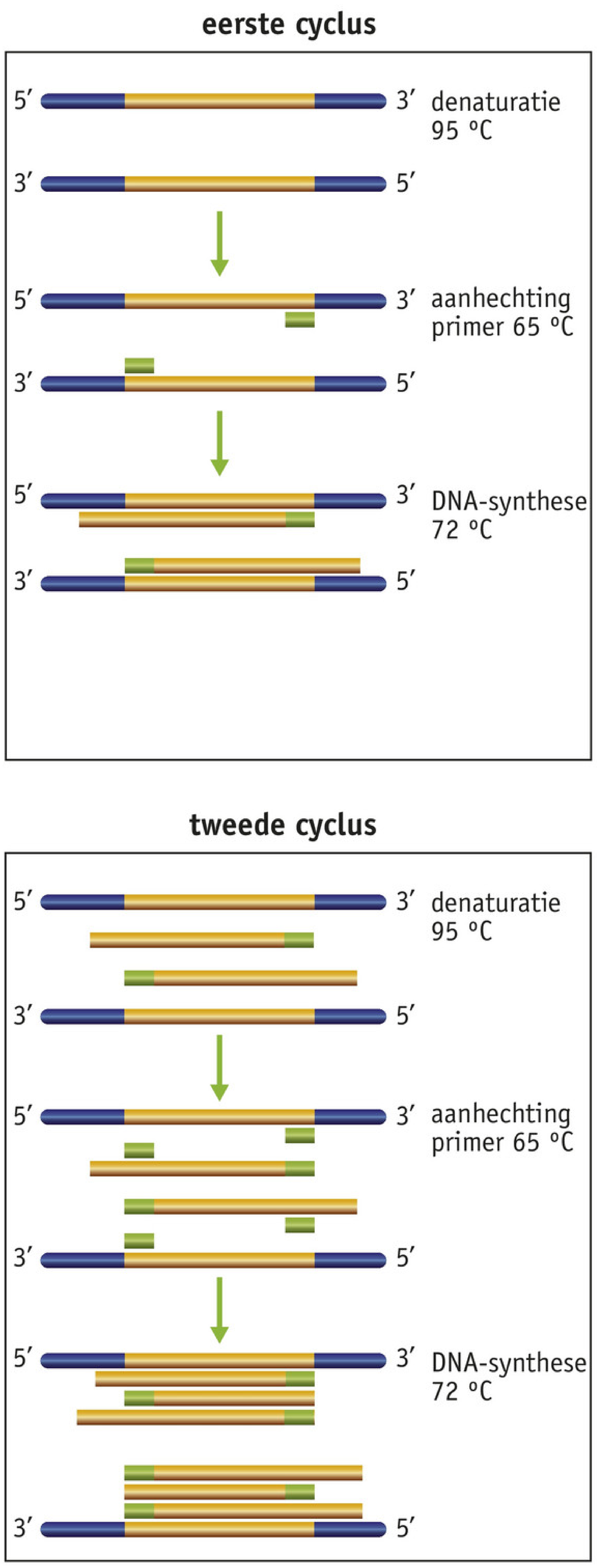
9 **a** Prokaryoten hebben geen telomeren.
Verklaar dit verschil met eukaryoten.

b In afbeelding 16 is te zien hoe een DNA-molecuul bij de DNA-replicatie aan één kant korter wordt.
Leg uit waarom bij een chromatide de telomeren aan beide kanten korter worden.

c Wanneer telomeren onvoldoende lengte hebben, wordt de celcyclus onderbroken en stopt de cel voorgoed met delen.
In welke fase van de celcyclus bevindt een dergelijke cel zich? Gebruik de tabel over celdeling (celcyclus) in je *Binas*.

▶▶ PRACTICUMOPDRACHT 1

▼ **Afb. 19** PCR.



PCR

Het DNA dat uit de cellen van een organisme wordt geïsoleerd, is meestal te weinig voor onderzoek. Door **PCR** (Polymerase Chain Reaction) kunnen een of meer specifieke gedeelten uit het DNA in een PCR-machine worden gekopieerd tot er genoeg is voor onderzoek. Bij PCR worden korte stukjes DNA van twintig tot dertig nucleotiden gebruikt als primers. Ze worden gemaakt in een laboratorium en zijn complementair aan een deel van het DNA dat de onderzoeker door PCR wil vermenigvuldigen. DNA-polymerase kan vanaf het 3'-uiteinde van de primer nieuwe nucleotiden vastplakken en zo van enkelstrengs DNA dubbelstrengs DNA maken. Bij PCR zijn twee verschillende primers nodig, voor elke DNA-streng één. Behalve primers zijn voor PCR de stukjes DNA die worden gekopieerd, DNA-polymerase en DNA-nucleotiden nodig. In de PCR-machine wordt het DNA verhit tot ongeveer 95 °C (zie afbeelding 19). De twee strengen van het DNA gaan hierdoor uit elkaar (denaturatie). Vervolgens wordt de temperatuur verlaagd tot ongeveer 65 °C. De primers hechten zich dan aan de twee enkelvoudige DNA-strengen. Eén primer past op het begin van het te kopiëren stuk DNA van de ene streng, de andere primer past op het begin van het te kopiëren stuk DNA van de andere streng. Daarna wordt de temperatuur weer verhoogd tot 72 °C. DNA-polymerase gaat dan vanaf de primer op het 3'-uiteinde de keten verlengen. Zo ontstaan twee dubbele DNA-strengen. Deze cyclus wordt herhaald totdat er voldoende DNA is voor verder onderzoek.

opdracht

10 **a** Welke verbindingen worden verbroken tijdens de denaturatiefase van PCR?

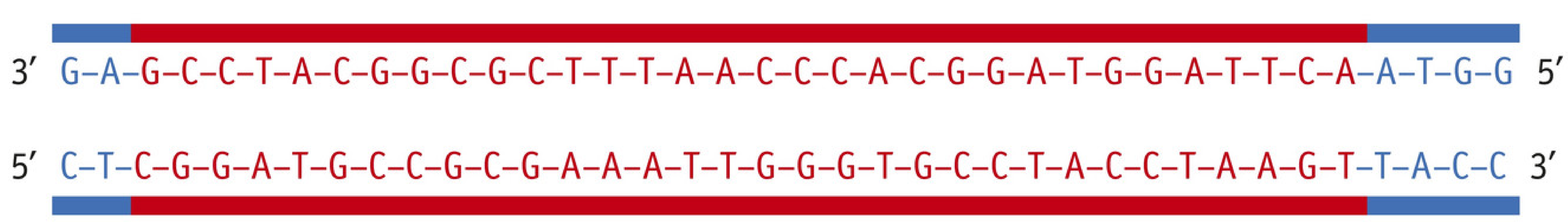
b De complementaire sequentie van een primer mag in het DNA dat door PCR wordt vermenigvuldigd, slechts één keer voorkomen. Leg dat uit.

c Uit het dubbelstrengs DNA van afbeelding 20 moet het rode gedeelte worden vermeerderd door PCR.
Noteer de nucleotidevolgorde van de primers die nodig zijn voor PCR. Ga ervan uit dat ze uit drie nucleotiden bestaan.

d In werkelijkheid is de ideale lengte van een primer voor PCR 18 tot 22 nucleotiden lang.
Waardoor is een primer die uit drie nucleotiden bestaat, niet geschikt voor PCR?

e Bij PCR wordt een speciaal soort DNA-polymerase gebruikt: Taq-polymerase. Dit enzym is afkomstig van bacteriën die leven in hete bronnen.
Wat maakt Taq-polymerase zo geschikt voor het gebruik bij PCR?

▶ **Afb. 20** Dubbelstrengs DNA.



SEQUENSEN EN GELELEKTROFORESE

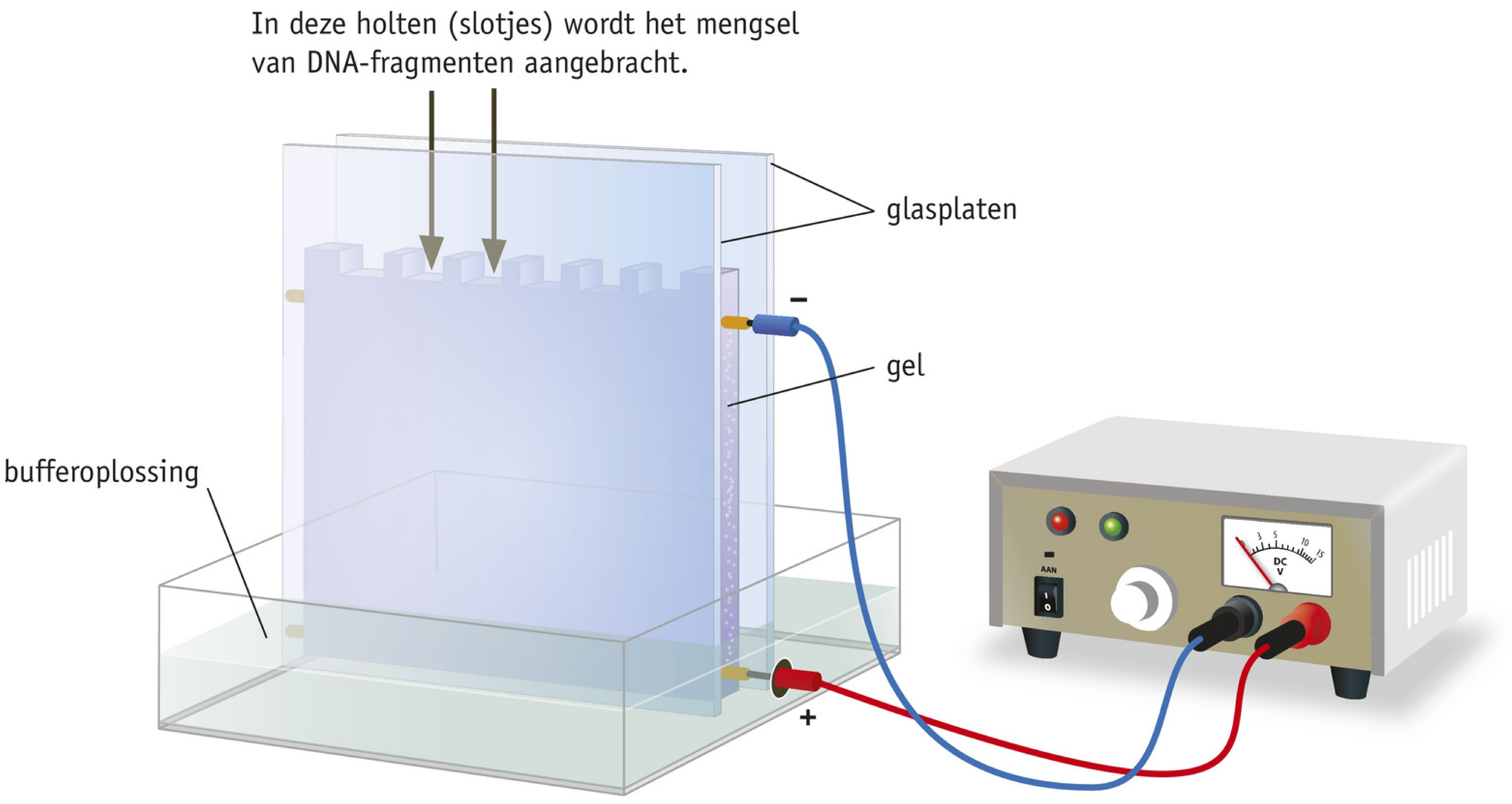
Het bepalen van de nucleotidevolgorde van het DNA heet **sequensen**. Een stukje DNA waarvan je de nucleotidesequentie wilt bepalen, kopieer je eerst miljoenen malen door middel van PCR. Daarna scheid je de stukjes dubbelstrengs DNA. Voor het bepalen van de nucleotidevolgorde gebruik je alleen de leidende strengen. Een methode voor sequencing is een speciale PCR-reactie die wordt gevolgd door gelelektroforese.

Bij de speciale PCR-reactie zijn verschillende didesoxynucleotiden (ddA, ddC, ddG en ddT) benodigd. Dit zijn moleculen die op normale nucleotiden lijken, maar geen OH-groep hebben aan het 3'-uiteinde. Hierdoor stopt de DNA-replicatie nadat er een didesoxynucleotide is ingebouwd. Aan elk van de vier didesoxynucleotiden is bovendien een stof gebonden die in een bepaalde kleur fluoresceert (label).

Eerst voeg je in een reageerbuis ddA met een fluorescerend label toe aan de leidende strengen, DNA-polymerase, DNA-nucleotiden en primers. De reageerbuis plaats je in een PCR-machine. Na verloop van tijd worden bij de DNA-synthese steeds meer kopieën afgesloten met een didesoxynucleotide. De ene keer gebeurt dat al nadat er nog maar een korte keten is gevormd. De andere keer nadat er een langere keten is gevormd. Uiteindelijk komen alle mogelijke eindpunten aan de beurt. De reageerbuis bevat een verzameling DNA-fragmenten van alle mogelijk verschillende lengten met ieder een gelabeld didesoxynucleotide A op het eind. Vervolgens herhaal je deze procedure met de didesoxynucleotiden C, T en G.

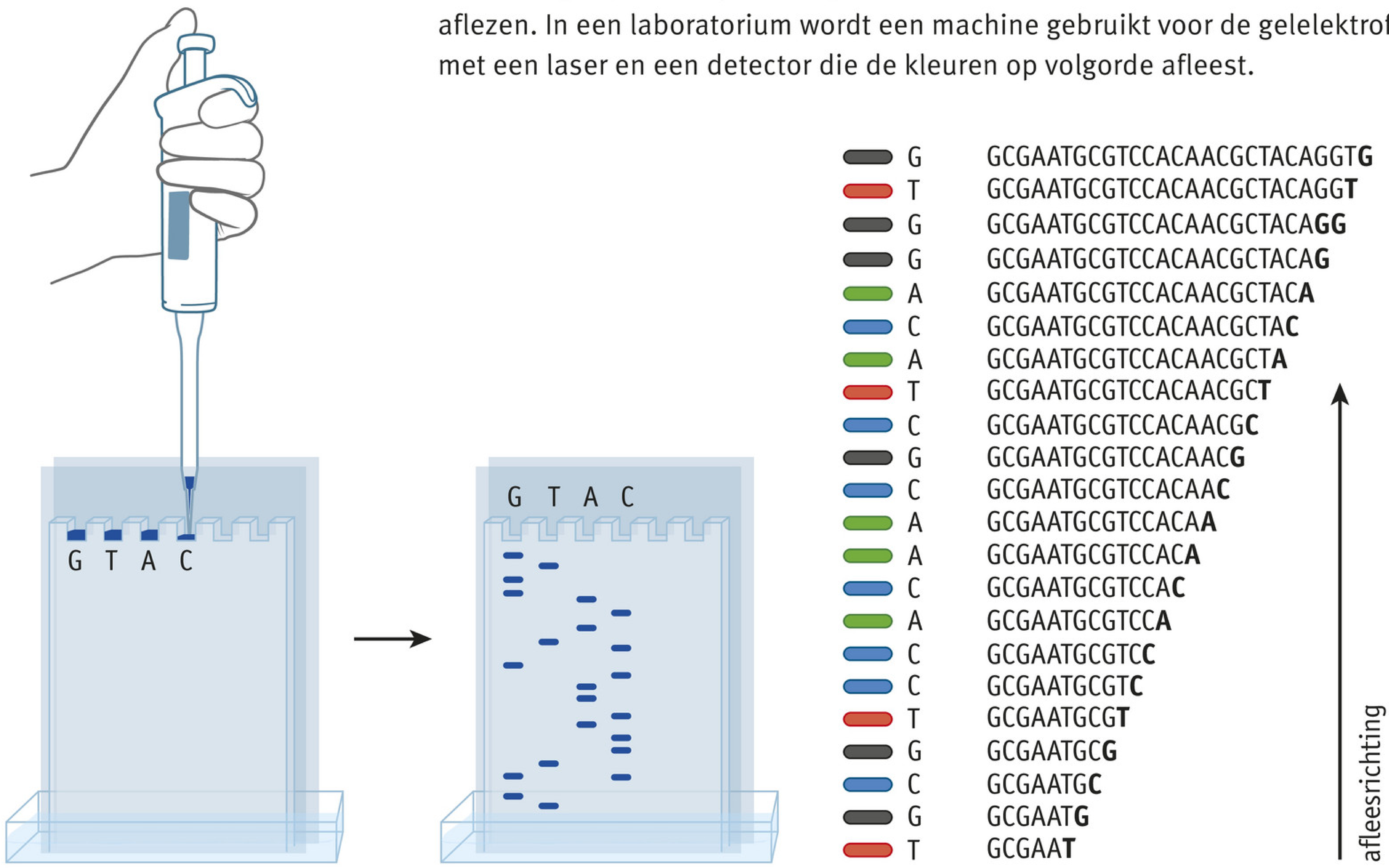
Na PCR zijn er veel gelabelde DNA-fragmenten ontstaan die in lengte verschillen. Door **gelelektroforese** kunnen deze DNA-fragmenten, onder invloed van elektrische spanning, in een gel op lengte worden gescheiden. De gel bestaat uit een netwerk van vezels die een moleculaire zeef vormen. De gel wordt in een bufferoplossing gelegd en het mengsel van DNA-fragmenten wordt aangebracht aan de kant van de negatieve pool van de opstelling (zie afbeelding 21).

▼ **Afb. 21** Een opstelling voor gelelektroforese.



Zodra er spanning op de gel wordt gezet, bewegen de negatief geladen DNA-fragmenten in de gel naar de positieve pool. Hoe kleiner de DNA-fragmenten, hoe sneller ze door de poriën in de gel bewegen. Grote DNA-fragmenten komen niet ver doordat ze langzamer door de gel bewegen. Na de gelelektroforese zijn de DNA-fragmenten door de fluorescerende labels te zien als bandjes in de gel (zie afbeelding 22) en kun je de volgorde van de nucleotiden van beneden naar boven aflezen. In een laboratorium wordt een machine gebruikt voor de gelelektroforese met een laser en een detector die de kleuren op volgorde afleest.

▼ **Afb. 22** Sequensen door gelelektroforese.



1 DNA-fragmenten aanbrengen

2 De gelabelde DNA-fragmenten zijn met uv-licht als bandjes te zien in de gel.

3 Doordat de gelabelde DNA-fragmenten steeds één nucleotide in lengte verschillen, kan de nucleotidevolgorde van onder naar boven worden afgelezen.

NIEUWE TECHNIEKEN

Het nadeel van gelelektroforese is dat het een voor een aflezen van de nucleotiden veel tijd kost. Het aflezen van de drie biljoen basenparen van het eerste volledige genoom van een mens met deze methode duurde vijftien jaar. Nieuwe technieken zijn goedkoper en veel sneller. Het sequensen van een genoom van een mens kan nu in één dag. Deze technieken zijn ook in staat grotere stukken DNA tegelijkertijd te sequensen en dus geschikter voor het ontrafelen van hele genomen. Het resultaat analyseren en interpreteren neemt veel meer tijd in beslag. De variatie in de DNA-sequentie kan bijvoorbeeld informatie geven over verwantschap, het risico om bepaalde lichamelijke of geestelijke ziekten te ontwikkelen, de reactie op bepaalde medicijnen en het al of niet voorkomen van erfelijke ziekten bij een persoon.

opdracht

11 DNA-replicatie stopt bij PCR wanneer een didesoxynucleotide aan de DNA-keten wordt toegevoegd.

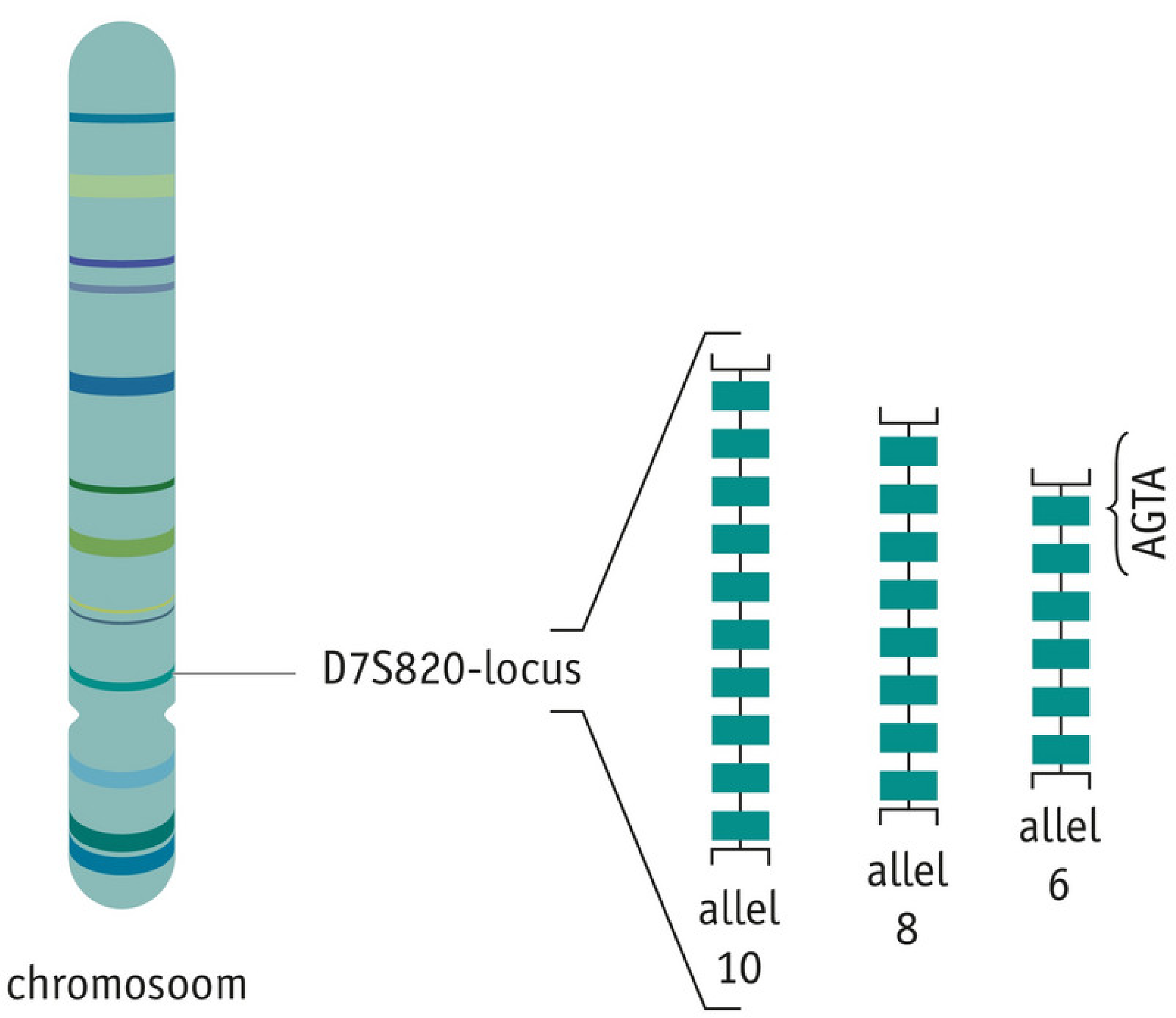
a Leg uit waardoor het dan stopt.

b Hoeveel verschillende soorten primers worden gebruikt bij PCR om de nucleotidesequentie van een DNA-fragment te kunnen bepalen? Leg je antwoord uit.

DNA-FINGERPRINTING EN RESTRICTIE-ENZYMEN

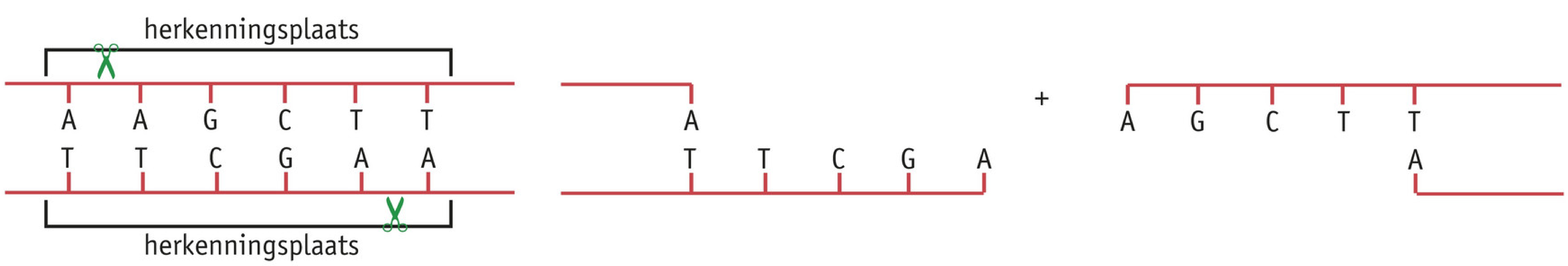
In niet-coderend DNA bevinden zich bepaalde loci die bestaan uit repetitief DNA, zoals CACACA of AGTAAGTAAGTA. Ze zijn voor elke persoon uniek, want het aantal herhalingen in repetitief DNA verschilt van persoon tot persoon. Voor een bepaalde locus met repetitief DNA (D7S820) bestaan verschillende allelen (zie afbeelding 23). Er bestaat een allel met zes repeats, een allel met acht repeats en een allel met tien repeats voor deze locus. De allelen worden genummerd naar het aantal repeats. Allel 10 heeft dus tien repeats. Chromosomen komen in lichaamscellen in paren voor en dus heeft een persoon per locus twee allelen. Deze allelen kunnen hetzelfde zijn, bijvoorbeeld elk chromosoom heeft allel 8 op locus D7S820. De allelen kunnen ook verschillen. Doordat elk mens één chromosoom van zijn moeder en één van zijn vader erft, levert deze combinatie een uniek patroon van repetitief DNA op. Je noemt een DNA-profiel daarom ook wel een **DNA-fingerprint**. Met behulp van een DNA-profiel is het mogelijk een persoon te identificeren.

▶ **Afb. 23** Een chromosoom met een locus voor repetitief DNA en de mogelijke allelen (schematisch).



Voor het bepalen van een DNA-profiel worden beide allelen van minimaal tien onafhankelijk overervende loci met repetitief DNA onderzocht. Om het geïsoleerde DNA te kunnen analyseren, wordt het eerst vermeerderd door PCR. Daarna knipt men de loci met repeats uit het DNA. Dat gebeurt met behulp van **restrictie-enzymen** die afkomstig zijn uit bacteriën.
Restrictie-enzymen herkennen een specifieke nucleotidesequentie van vier tot acht nucleotiden in het DNA en knippen het DNA op die plaats door. In laboratoria worden verschillende restrictie-enzymen gebruikt, die elk een specifieke nucleotidesequentie in het DNA herkennen. Bij veel restrictie-enzymen zijn de herkenningsplaatsen in beide ketens van een DNA-molecuul elkaars spiegelbeeld (zie afbeelding 24).

▼ **Afb. 24** De werking van veel restrictie-enzymen (schematisch).



1 De herkenningsplaatsen in beide ketens van een DNA-molecuul zijn elkaars spiegelbeeld.

2 De fragmenten hebben aan de uiteinden enkelstrengs DNA-ketens.

De loci hebben, afhankelijk van het aantal repeats, een verschillende lengte. Ze kunnen van elkaar worden gescheiden door gelelektroforese. Dat levert een uniek bandenpatroon op. Door met behulp van hetzelfde specifieke restrictie-enzym van dezelfde loci DNA-profielen te maken van het DNA van andere personen of van DNA dat is gevonden op de plaats van een misdrijf, kunnen DNA-profielen met elkaar worden vergeleken.

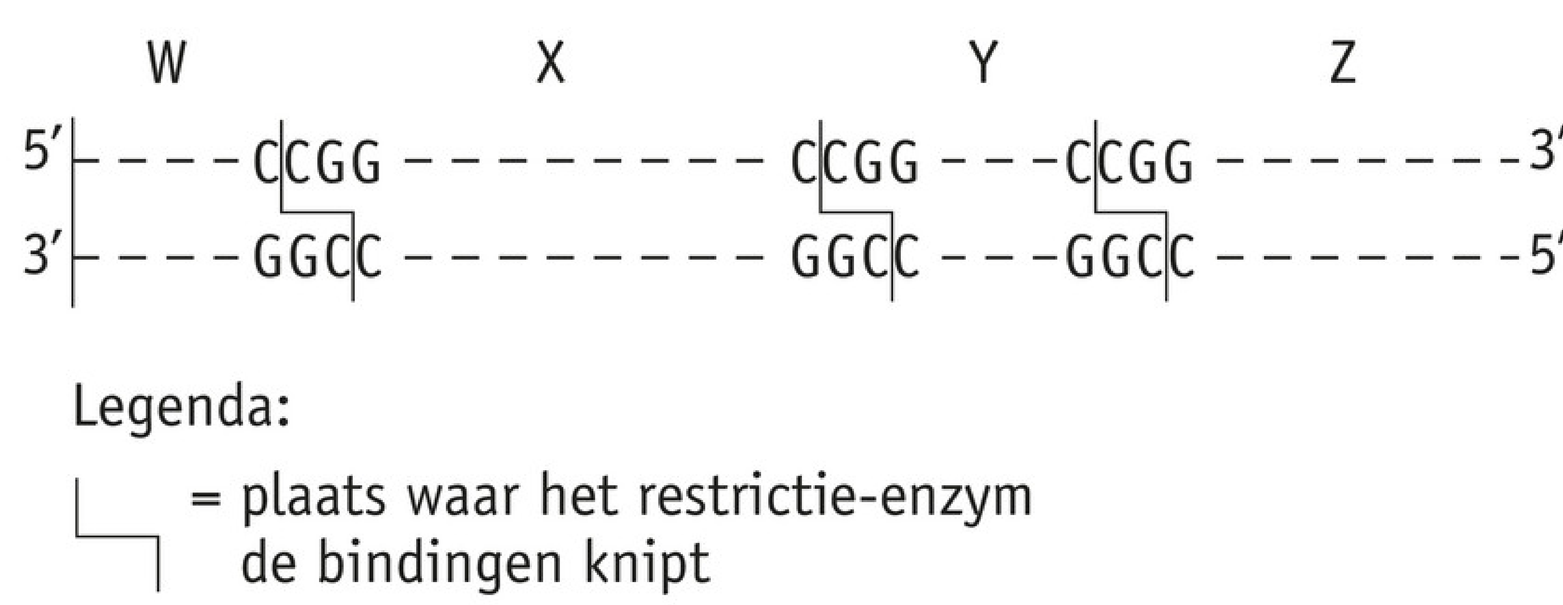
opdrachten

12 Restrictie-enzymen beschermen een bacterie tegen het binnendringende DNA van bacteriofagen door het in stukken te knippen.
Leg uit waarom het noodzakelijk is dat het DNA van bacteriën een bescherming bezit tegen restrictie-enzymen.

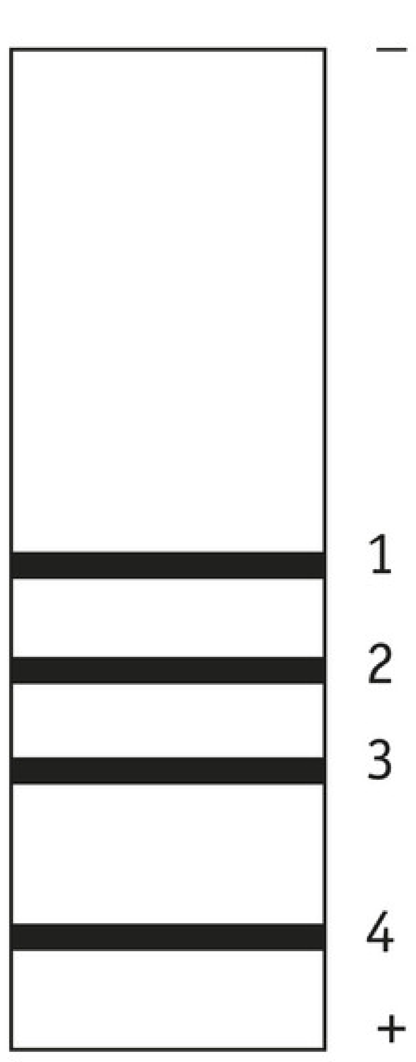
13 Op de plaats van een misdrijf is sperma aangetroffen. Een forensisch rechercheur maakt hiermee het DNA-profiel van de dader.
Kan de rechercheur in het spermaspoor twee verschillende allelen van één locus aantreffen? Leg je antwoord uit.

14 Een onderzoeker vergelijkt de samenstelling van het DNA van twee verschillende allelen. Hij gebruikt daarvoor een restrictie-enzym dat de bindingen verbreekt tussen de CC-nucleotiden van een CCGG-stuk in een DNA-molecuul.
In afbeelding 25 is schematisch een gedeelte van een DNA-molecuul weergegeven. Binnen dit gedeelte bevindt zich het dominante allel (A). Alleen de relevante stikstofbasen zijn met letters aangegeven, de naastliggende gedeelten zijn met stippellijnen aangeduid. Hoe langer de stippellijn, hoe groter het fragment is. Het restrictie-enzym verdeelt dit gedeelte van het DNA-molecuul in de vier fragmenten W, X, Y en Z.
Het mengsel van deze DNA-fragmenten is afkomstig van persoon P die homozygoot is voor het dominante allel (AA). Gelelektroforese leidt tot het patroon zoals is weergegeven in afbeelding 26. Fragment W, X, Y en Z worden weergegeven door band 1, 2, 3 en 4.

▶ **Afb. 25** Knipplaatsen in een DNA-molecuul.



▶ **Afb. 26** Resultaat van gelelektroforese.



a Noteer onder elkaar de nummers van de banden (1 tot en met 4). Zet achter elk cijfer de letter (W, X, Y, Z) van het bijbehorende fragment.

b In afbeelding 27 is schematisch het overeenkomstige gedeelte van het DNA-molecuul van dit chromosoom van persoon Q weergegeven. Persoon Q is homozygoot voor het recessieve allel (aa). Het recessieve allel bevindt zich binnen dit gedeelte.
Neem afbeelding 27 over en teken op welke plaats(en) het restrictie-enzym dit DNA-molecuul in fragmenten verdeelt. Teken dit op dezelfde manier als in afbeelding 25.

c Geef ook aan hoeveel banden zichtbaar zijn na gelelektroforese van een mengsel van fragmenten van dit DNA op de gel.

▶ **Afb. 27** DNA-molecuul (schematisch).

5′– – – – – – – – – – – – – – – – CCGG – – – CCGG – – – – – – – –3′
3′– – – – – – – – – – – – – – – – GGCC – – – GGCC – – – – – – – –5′

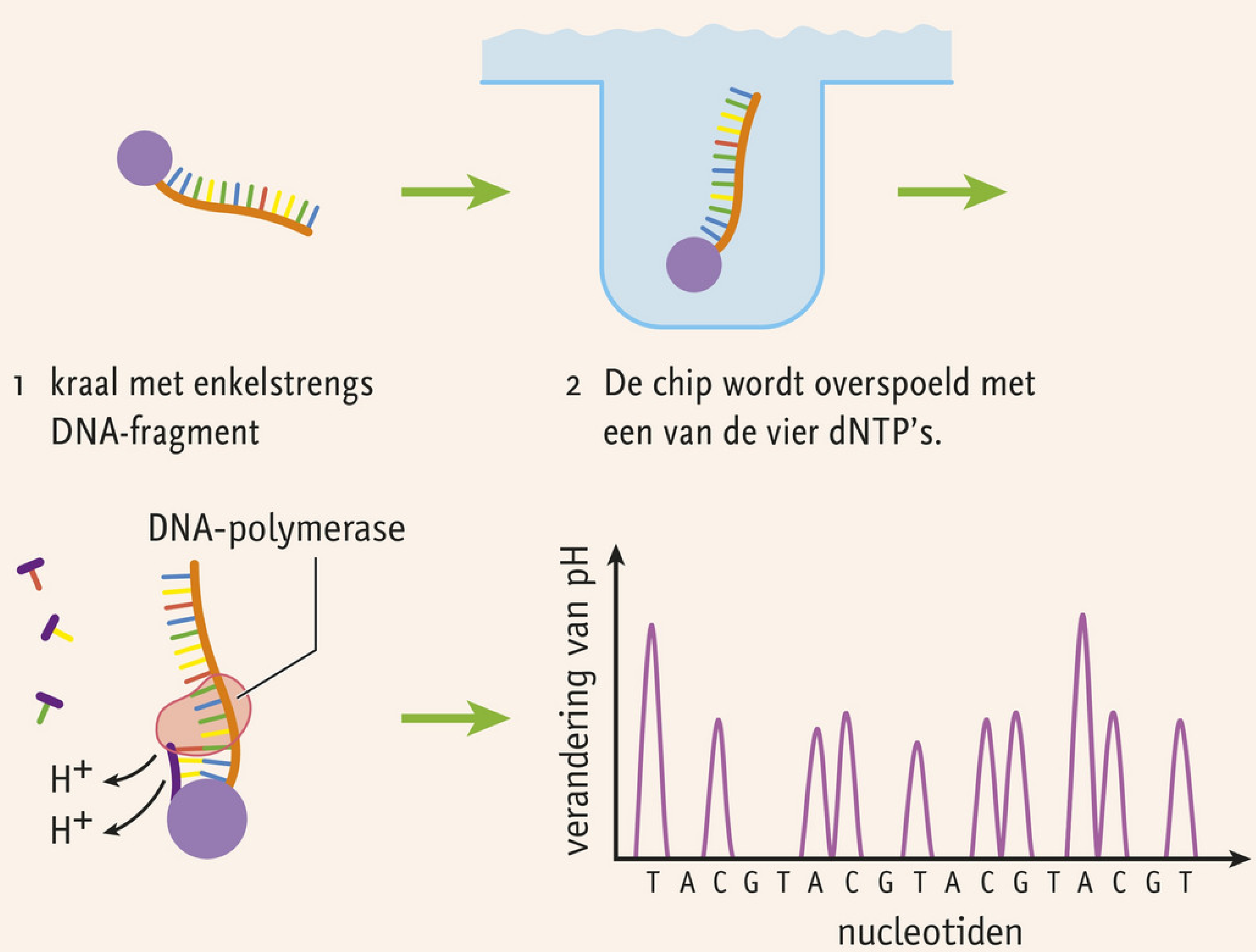
d Persoon R is heterozygoot voor het deel van het DNA-molecuul in afbeelding 25 en 27. Nadat het DNA is geknipt, worden de fragmenten gescheiden door gelelektroforese.
Hoeveel banden zijn er zichtbaar in de gel? Leg je antwoord uit.

CONTEXT Wetenschap

Ion proton sequencing

Microbiologen onderscheiden alle levensvormen in drie domeinen op basis van DNA- of RNA-onderzoek. Een nieuwe techniek die wordt gebruikt om te sequensen, is ion proton sequencing. Bij deze methode wordt enkelstrengs DNA in fragmenten van tweehonderd basenparen geknipt. Een fragment wordt op een kraal geplaatst (zie afbeelding 28) en gekopieerd door PCR totdat de kraal is bedekt met fragmenten. De kralen worden in putjes gelegd op een chip en overspoeld met een van de nucleotiden (dATP, dCTP, dGTP of dTTP) en DNA-polymerase. Elke keer dat er een nucleotide wordt ingebouwd, komt er een H^+-ion vrij. Dat verandert de pH van de oplossing in het putje en het spanningsverschil wordt gemeten. Elke vijftien seconden wordt het proces herhaald met een ander nucleotide. Als een nucleotide niet complementair is aan een nucleotide in het fragment op de kraal, wordt het niet ingebouwd en komt er geen H^+-ion vrij.
Wanneer twee dezelfde nucleotiden naast elkaar voorkomen in het DNA-fragment, worden twee dNTP's ingebouwd. Dan komen er twee H^+-ionen vrij waardoor het spanningsverschil verdubbelt. Dit proces gebeurt tegelijkertijd in miljoenen putjes in de chip.

▶ **Afb. 28** Sequensen van DNA in een ion proton sequenser.



1 kraal met enkelstrengs DNA-fragment

2 De chip wordt overspoeld met een van de vier dNTP's.

3 Het H^+-ion komt vrij als een nucleotide wordt ingebouwd.

4 resultaat van de sequensen

opdrachten

15 Op de *x*-as van de grafiek in afbeelding 28.4 zijn vier verschillende soorten nucleotiden uitgezet.

a Waardoor staan ze in deze volgorde onder de *x*-as?

b Wat is de nucleotidesequentie die de ion proton sequencer heeft afgelezen? Leg uit hoe je de afbeelding hebt afgelezen.

16 Wanneer je besluit om je hele genoom te laten sequensen, levert dit persoonlijke informatie op. Het is verstandig vooraf goed te overwegen of je deze informatie wilt weten.

a Welke redenen kunnen mensen hebben om de informatie die het sequensen oplevert, niet te willen weten? Noem er twee en wissel je antwoorden uit met een klasgenoot.

b De vader van Stijn is tandarts, maar kan door een erfelijke spierziekte zijn werk steeds minder goed doen. Uiteindelijk zal hij niet meer kunnen werken en in een rolstoel terechtkomen. Stijn is 17 jaar en heeft 50% kans dat hij de spierziekte in de toekomst ook ontwikkelt. Om dat zeker te weten kan hij DNA-onderzoek laten doen. Maar Stijn is bang dat het zijn leven negatief beïnvloedt als blijkt dat hij de spierziekte ook krijgt en heeft daarom besloten dat hij het nu nog niet wil weten.
Zou jij het willen weten? Leg je antwoord uit.

Leerdoel
– Je kunt beschrijven hoe transcriptie plaatsvindt.

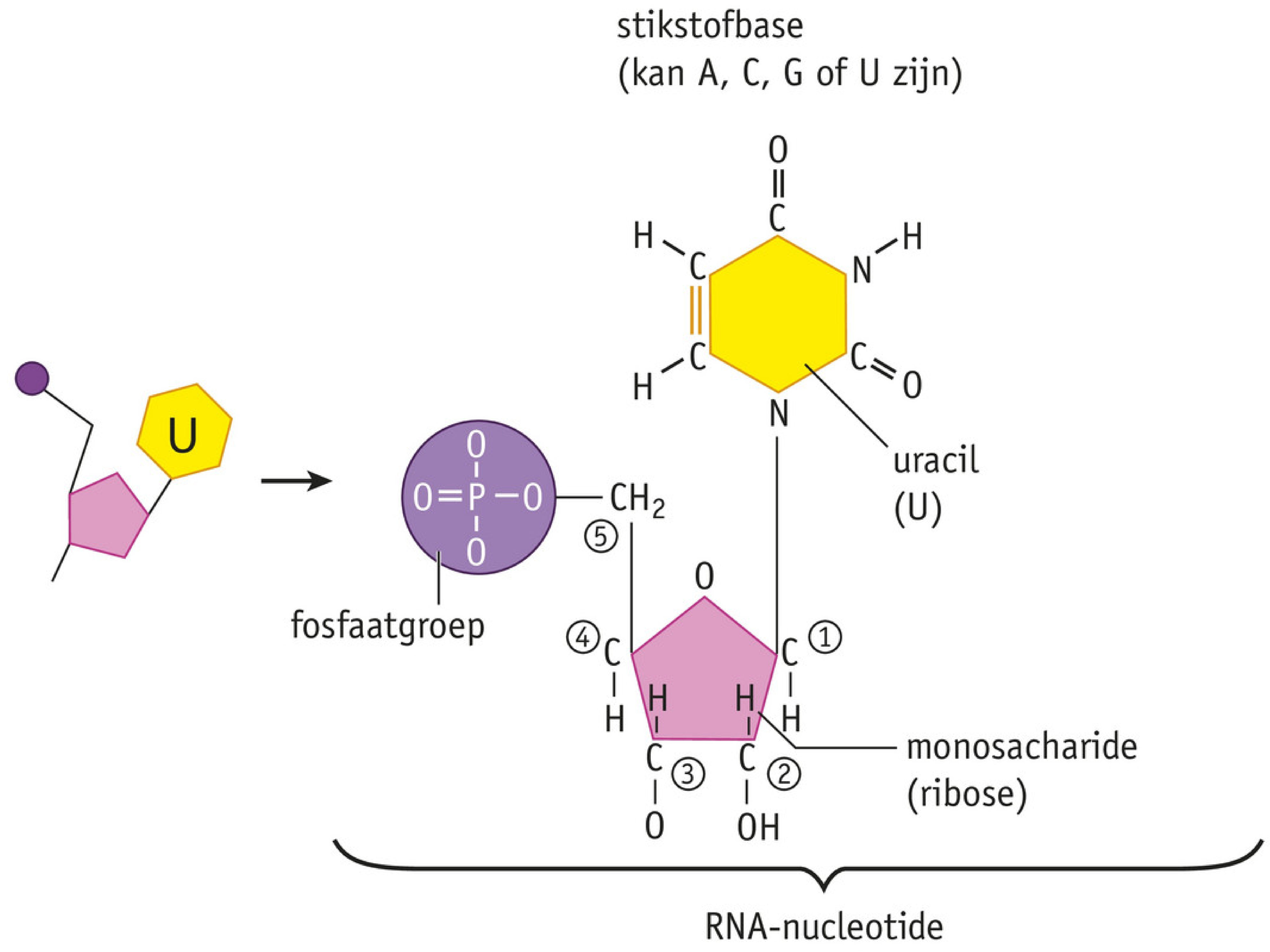
3 Transcriptie

Bij transcriptie wordt een kopie gemaakt van de nucleotidevolgorde van een gen in het DNA. De nucleotidevolgorde van de kopie is een 'recept' waarmee een ribosoom een eiwit kan maken.

DE BOUW VAN RNA

Door DNA-replicatie heeft elke cel in een organisme exact hetzelfde DNA. Met de informatie in de genen van het DNA kunnen ribosomen in de cel eiwitten synthetiseren. Hiervoor wordt de DNA-sequentie van een gen 'overgeschreven' in een RNA-molecuul. **RNA** is een nucleïnezuur en is meestal enkelstrengs. RNA bestaat net als DNA uit nucleotiden, maar het heeft een andere moleculaire structuur. De nucleotiden bevatten **ribose** in plaats van desoxyribose, en **uracil** (U) in plaats van thymine (zie afbeelding 29).

▶ **Afb. 29** Een RNA-nucleotide.



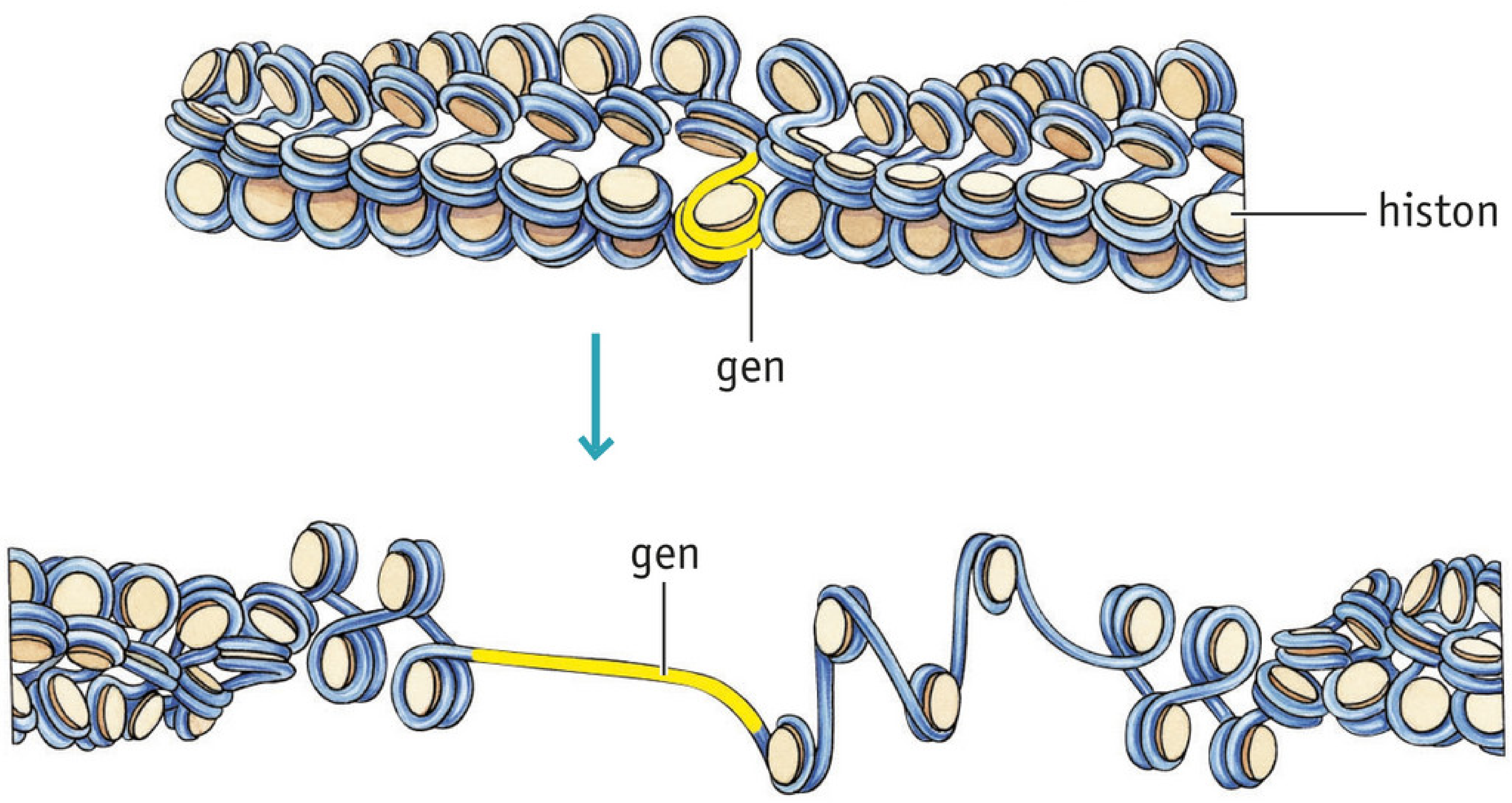
DE FUNCTIE VAN RNA

Het RNA dat langs de DNA-sequentie van een gen is gevormd, brengt de informatie voor de synthese van een eiwit over naar een ribosoom en heet daarom **messenger RNA** (**mRNA**). Een ribosoom leest de nucleotidevolgorde van het mRNA af en synthetiseert hiermee een eiwit.
Er zijn ook andere typen RNA-moleculen. Deze worden gevormd in de kern met behulp van informatie die vastligt in de DNA-sequentie. Alle typen RNA spelen een rol bij de productie van eiwitten in een cel volgens de informatie in het DNA. Ribosomaal RNA (**rRNA**) is een belangrijk bestanddeel van ribosomen. Transfer-RNA (**tRNA**) bindt aminozuren uit het cytoplasma en vervoert die naar een ribosoom voor de synthese van een eiwit.

VAN PROMOTOR TOT EINDSIGNAAL

De vorming van mRNA heet **transcriptie**. Bij eukaryote organismen moet het compacte DNA eerst worden ontvouwen om transcriptie mogelijk te maken (zie afbeelding 30).

Afb. 30 DNA ontvouwt zich om transcriptie mogelijk te maken.

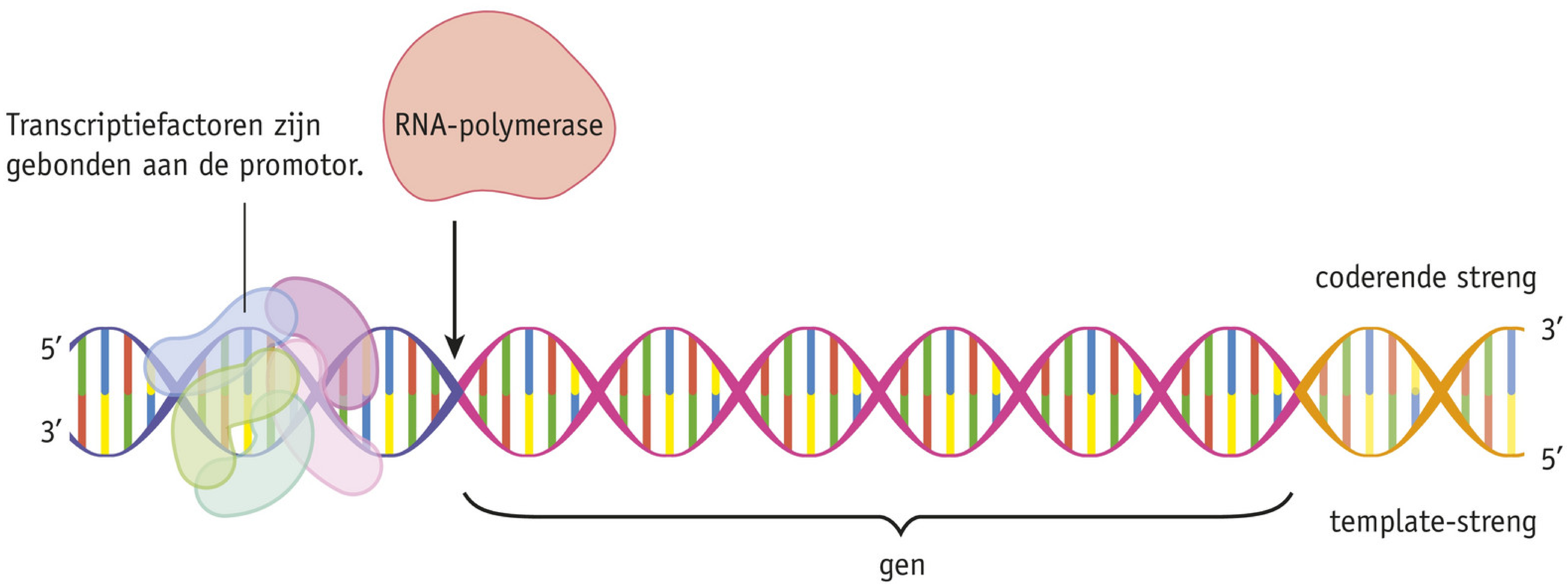


Transcriptie begint wanneer het enzym **RNA-polymerase** bindt aan een specifieke volgorde van nucleotiden. De plaats in het DNA waaraan RNA-polymerase kan binden, noem je de **promotor**. Meestal bevindt de promotor zich aan het begin van een gen. Bij eukaryoten kan RNA-polymerase alleen aan de promotor binden als er bepaalde eiwitten aan zijn gebonden (zie afbeelding 31.1). Deze eiwitten heten **transcriptiefactoren**.

Als RNA-polymerase zich aan een promotor heeft gebonden, verbreekt het vanaf die plaats de waterstofbruggen tussen de twee DNA-ketens. De ketens scheiden hierdoor en de helixstructuur verdwijnt. De keten met de promotor wordt de **template-streng** of **matrijsstreng** genoemd. De andere keten heet de **coderende streng**. Transcriptie vindt plaats langs de template-streng. Bij een ander gen kan de andere DNA-keten de template-streng zijn.

RNA-polymerase bindt vrije RNA-nucleotiden uit het kernplasma door complementaire basenparing aan de DNA-nucleotiden van de template-streng in de richting van het 3'-uiteinde naar het 5'-uiteinde. De nieuwe RNA-streng wordt hierdoor in de 5'→3'-richting gesynthetiseerd. Als die ongeveer tien nucleotiden lang is, laten de eerste nucleotiden van de RNA-streng los van de template-streng. Intussen schuift RNA-polymerase steeds verder langs het DNA totdat het einde van het gen is bereikt. Doordat het RNA-polymerase hier opnieuw een specifieke volgorde van stikstofbasen in het DNA tegenkomt (het eindsignaal), stopt de transcriptie. RNA-polymerase laat dan los van het DNA en het RNA-molecuul laat los van het RNA-polymerase. Het DNA neemt weer zijn oorspronkelijke vorm aan.

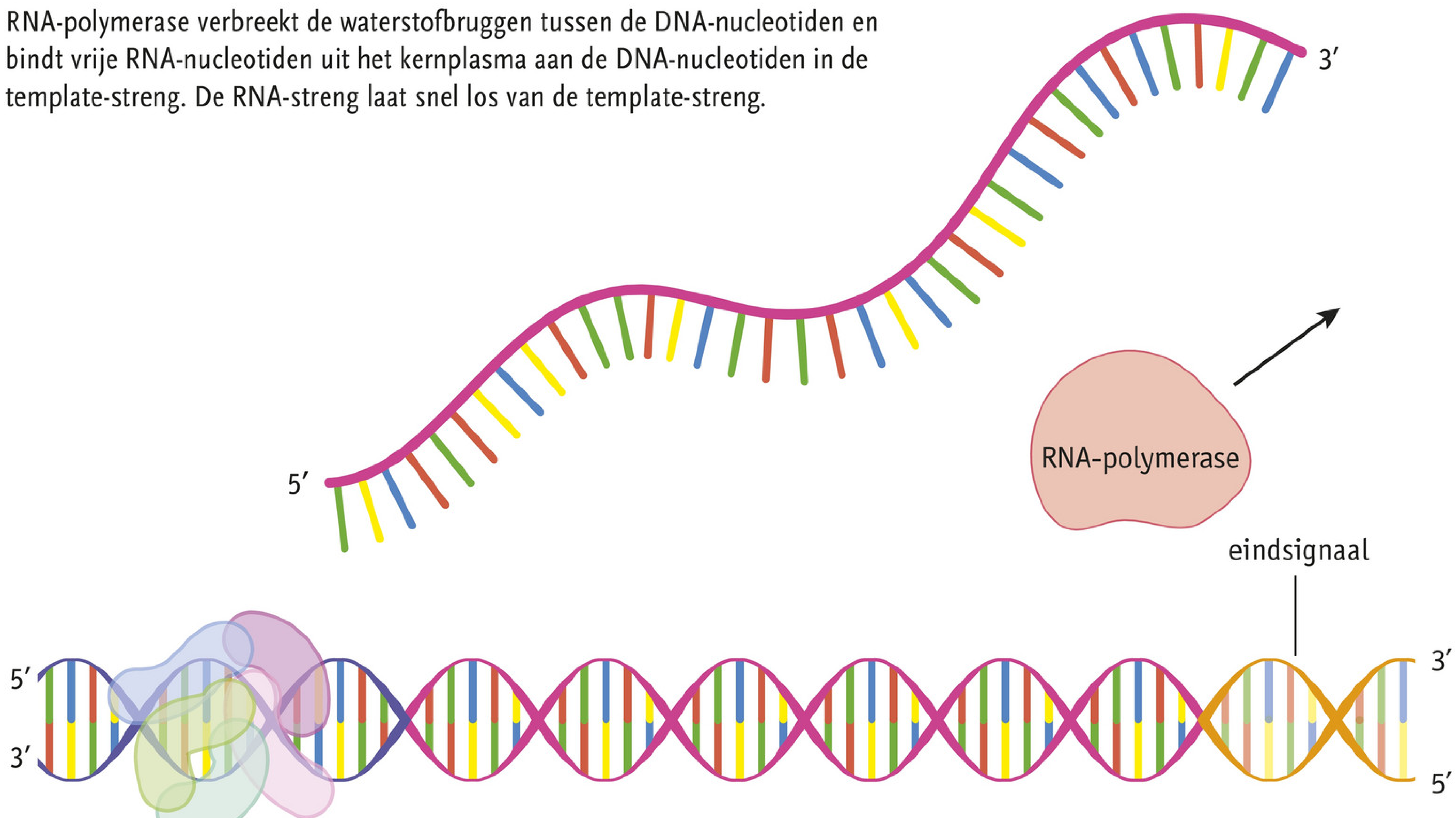
▼ **Afb. 31** Een overzicht van transcriptie (schematisch).



1 Transcriptiefactoren binden aan een promotor in een DNA-molecuul. RNA-polymerase bindt vervolgens aan dit complex zodat de transcriptie kan beginnen.



2 RNA-polymerase verbreekt de waterstofbruggen tussen de DNA-nucleotiden en bindt vrije RNA-nucleotiden uit het kernplasma aan de DNA-nucleotiden in de template-streng. De RNA-streng laat snel los van de template-streng.

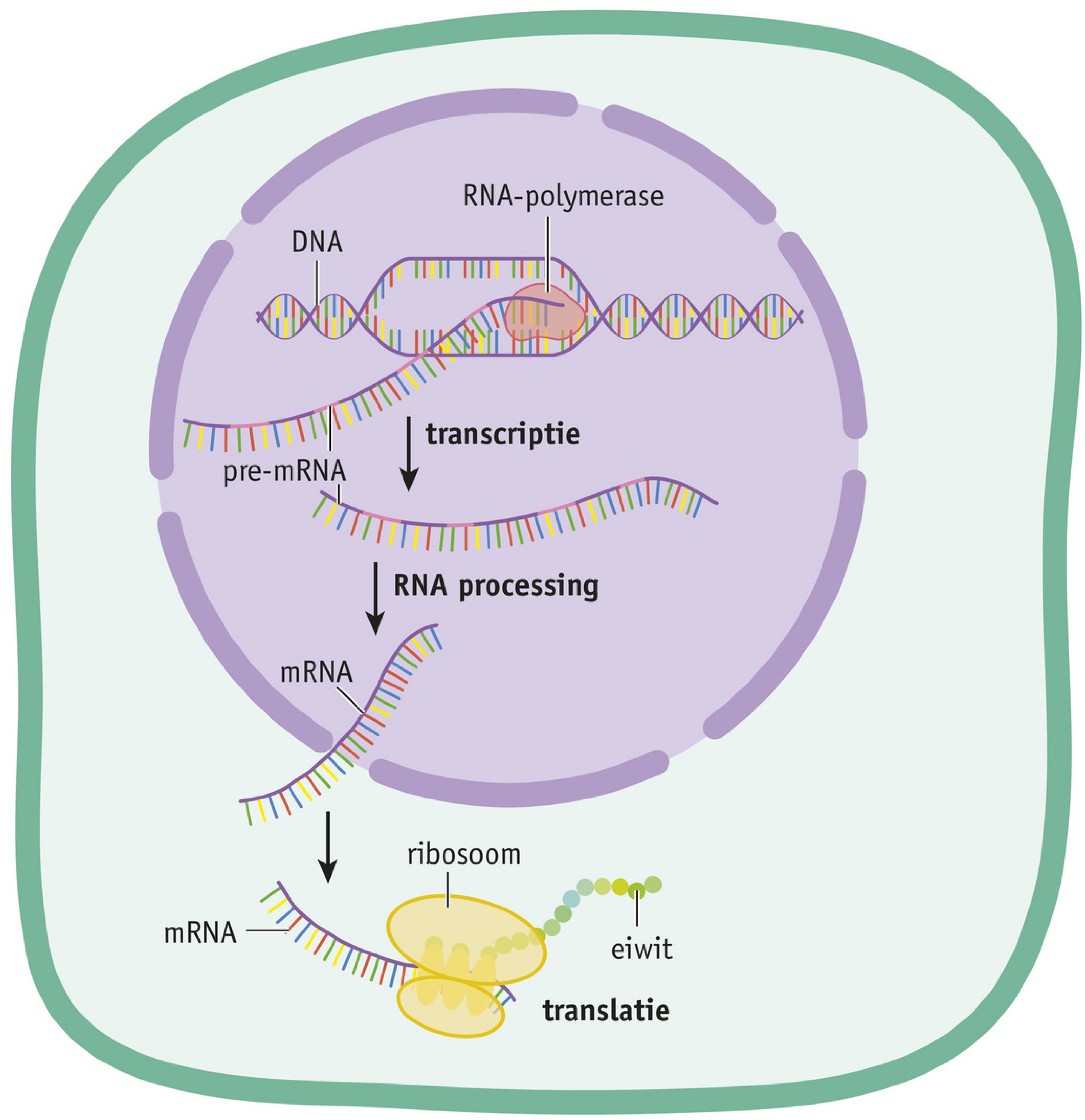


3 Wanneer RNA-polymerase het eindsignaal heeft bereikt, stopt de transcriptie. RNA-polymerase en de RNA-streng laten los van het DNA. De waterstofbruggen in het DNA herstellen zich weer.

mRNA en pre-mRNA

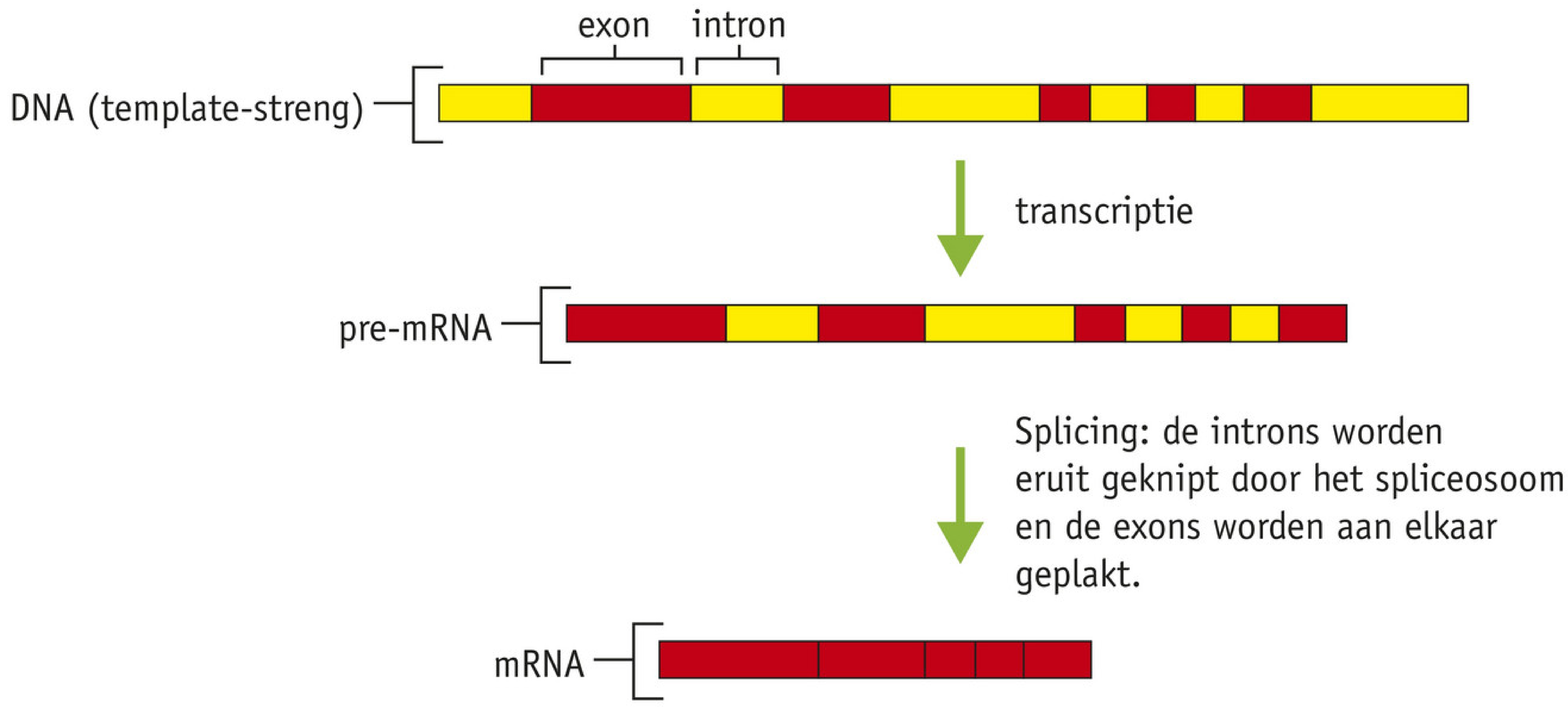
Er zijn verschillen in de transcriptie en de vorming van mRNA bij prokaryoten en eukaryoten. Bij prokaryoten ontbreekt de celkern, waardoor het DNA los in het cytoplasma ligt. Hier vindt de transcriptie plaats. Het mRNA is direct na de synthese klaar om te worden afgelezen. Ribosomen in het cytoplasma kunnen de nucleotidesequentie van het mRNA direct vertalen in een eiwit.
Bij eukaryoten bevinden de chromosomen zich in de celkern. Transcriptie vindt dus in de celkern plaats. Het RNA-molecuul dat daarbij wordt gesynthetiseerd, noem je **pre-mRNA**, omdat het nog wordt bewerkt voordat het de celkern kan verlaten. Het bewerken van het pre-mRNA heet ook wel **RNA-processing**. Hierdoor ontstaat een mRNA-molecuul dat via een kernporie de celkern verlaat, zodat zijn nucleotidevolgorde door een ribosoom kan worden afgelezen (zie afbeelding 32).

▶ **Afb. 32** In een celkern van een eukaryoot wordt door transcriptie pre-mRNA gesynthetiseerd. Na RNA-processing ontstaat mRNA dat de celkern verlaat en in het cytoplasma wordt afgelezen door een ribosoom.



Pre-mRNA is langer is dan mRNA (zie afbeelding 33). Bij veel eukaryoten bestaan de meeste genen namelijk uit lange, niet-coderende stukken DNA, die worden afgewisseld door korte, coderende stukken DNA. Niet-coderende stukken DNA in een gen worden **introns** genoemd. De coderende stukken DNA in een gen heten **exons**. Alleen exons bezitten informatie voor de synthese van eiwitten.

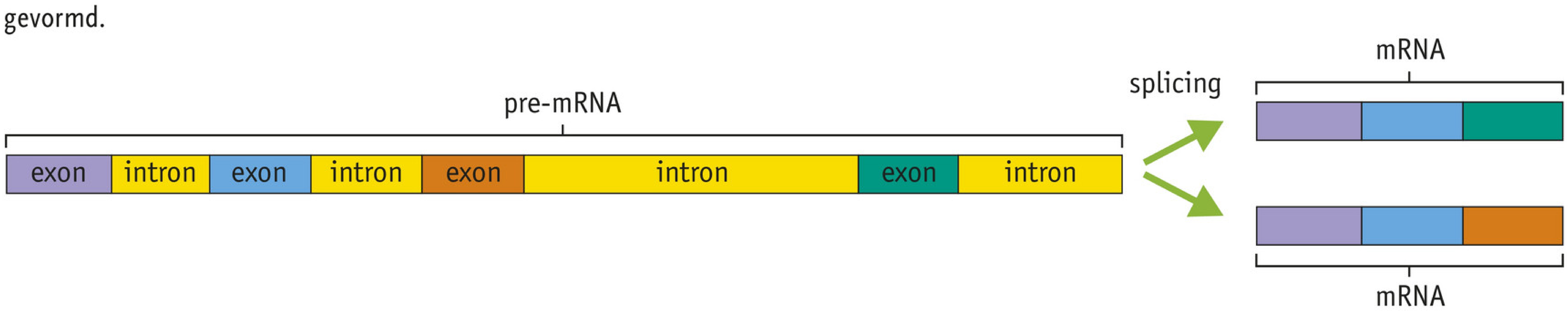
Afb. 33 Transcriptie en splicing (schematisch).



SPLICING

Bij transcriptie wordt het hele gen van DNA overgeschreven (zie afbeelding 33). Hierdoor ontstaat een pre-mRNA-molecuul dat zowel introns als exons bevat. Een **spliceosoom** knipt de introns uit het pre-mRNA en plakt de exons vervolgens aan elkaar. Dit proces heet **splicing**. Door splicing wordt van een pre-mRNA-molecuul het uiteindelijke mRNA gemaakt. Dit mRNA gaat vanuit het kernplasma, via een kernporie, naar het cytoplasma. Hier vertaalt een ribosoom de nucleotidesequentie van het mRNA in een eiwit. De introns die uit het pre-mRNA zijn geknipt, worden afgebroken. Een deel daarvan wordt gebruikt om speciale typen RNA te vormen. Doordat er verschillende mogelijkheden zijn voor splicing van een pre-mRNA-molecuul (alternatieve splicing), kunnen er verschillende mRNA-moleculen worden gevormd uit één pre-mRNA-molecuul. Hierdoor kan één gen coderen voor verschillende eiwitten. Spliceosomen kunnen bijvoorbeeld op verschillende plaatsen knippen in het pre-mRNA. En door de overgebleven exons op verschillende manieren samen te voegen, kunnen er ook verschillende mRNA's worden gevormd die voor meerdere eiwitten coderen (zie afbeelding 34).

Afb. 34 Uit één pre-mRNA-molecuul kunnen verschillende mRNA's worden gevormd.



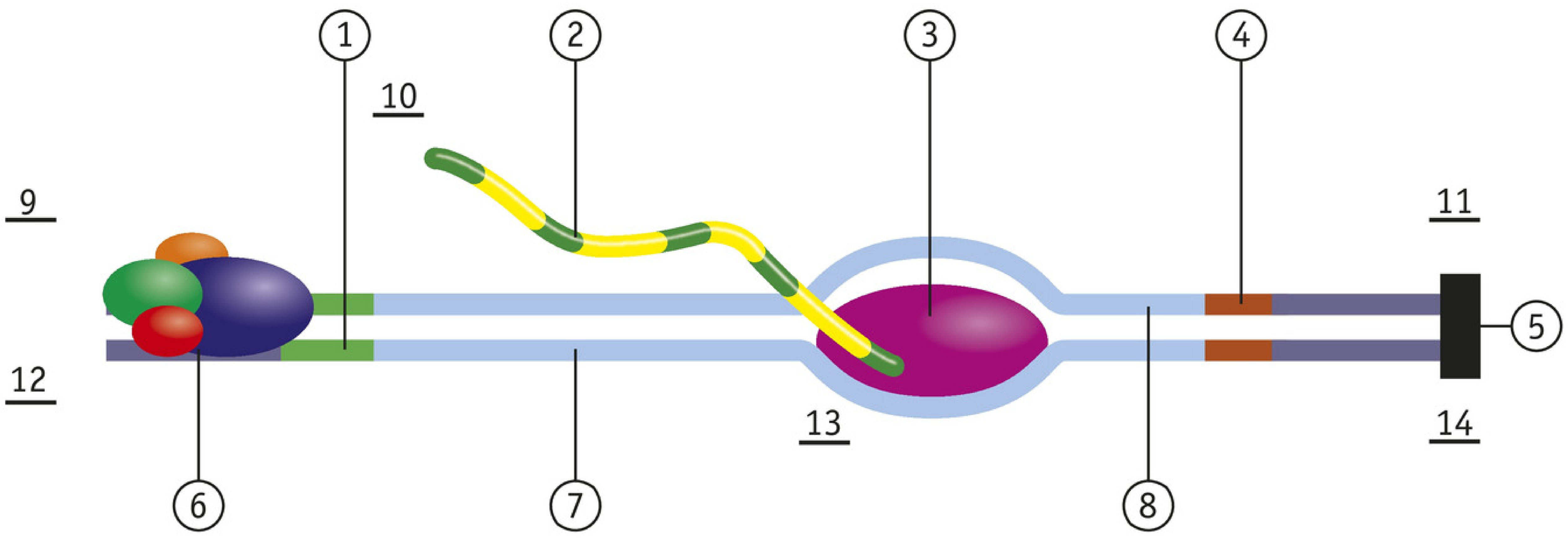
opdrachten

17 Afbeelding 35 is een schematische weergave van transcriptie in een eukaryote cel.

a Noteer de namen van onderdeel 1 tot en met 8.

b Noteer van nummer 9 tot en met 14 of het een '3'-uiteinde' of een '5'-uiteinde' is.

▶ **Afb. 35** Transcriptie in een eukaryote cel.



18 a Hoe verschillen DNA en RNA van elkaar? Noteer drie verschillen.

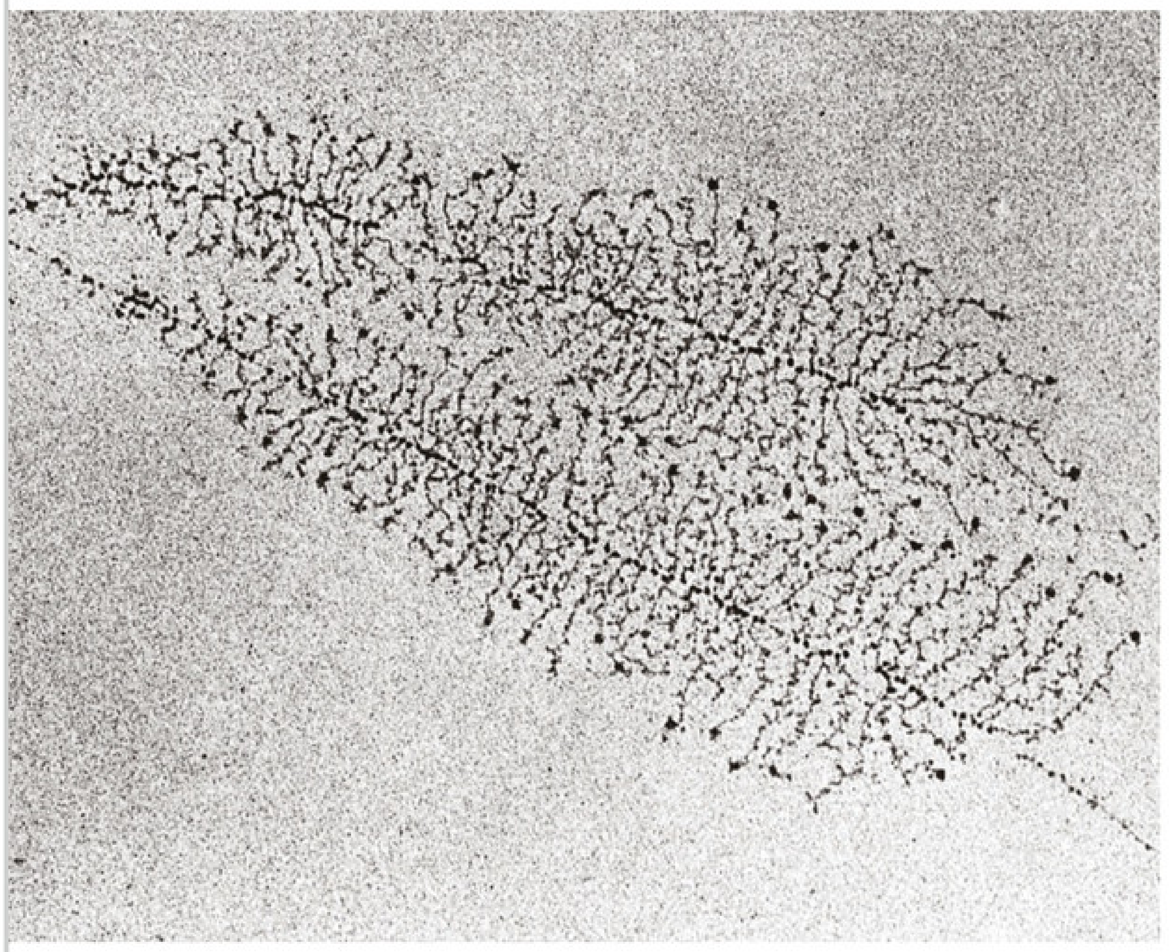
b Van dubbelstrengs DNA heeft een deel van een template-streng de nucleotidesequentie CGGATACGGTTA.
Wat is de sequentie van nucleotiden in het RNA-molecuul dat hierlangs wordt gesynthetiseerd?

c Vertoont een RNA-molecuul als je kijkt naar de basenvolgorde, de meeste gelijkenis met de template-streng waarlangs het is gevormd of met de coderende streng? Leg je antwoord uit.

d Welke voordelen heeft het dat de informatie van het DNA niet direct wordt afgelezen door ribosomen maar eerst wordt omgezet in RNA-moleculen die worden afgelezen door ribosomen? Noem twee voordelen.

19 Een student doet onderzoek naar de nucleotidesamenstelling van een bepaald stuk dubbelstrengs DNA. Hij gebruikt hiervoor het mRNA dat is gevormd door transcriptie van dit bepaalde stuk DNA. Van de nucleotiden in dit mRNA bevat 45% de stikstofbase adenine, 15% bevat cytosine, 25% bevat guanine en 15% bevat uracil. Op grond van deze gegevens kan de nucleotidesamenstelling van het corresponderende DNA worden afgeleid. Wat is de procentuele verdeling van de verschillende stikstofbasen in de nucleotiden van het stuk DNA? Leg met een berekening uit hoe je aan je antwoord bent gekomen.

▼ **Afb. 36** Transcriptie van twee afzonderlijke genen.



20 Afbeelding 36 is een elektronenmicroscopische foto waarop je de transcriptie van twee afzonderlijke genen ziet. De transcriptie vindt door veel RNA-polymerasen tegelijk plaats.

a In welke richting bewegen de RNA-polymerasen langs de DNA-streng: van links naar rechts of van rechts naar links? Leg je antwoord uit.

b Waarom kan het mRNA dat in eukaryote cellen wordt gesynthetiseerd, niet meteen worden afgelezen door ribosomen?

c Volgens wetenschappers bevat het DNA van de mens ongeveer twintigduizend genen die voor een eiwit coderen. Mensen produceren in hun lichaam ongeveer tachtigduizend eiwitten.
Leg uit hoe het mogelijk is dat één gen in het DNA door splicing van pre-mRNA voor meerdere eiwitten kan coderen.

CONTEXT Wetenschap

Fruitvliegen als genetisch model

Fruitvliegen (*Drosophila melanogaster*) zijn een van de weinige diersoorten waarbij de chromosomen met een eenvoudige lichtmicroscoop zichtbaar zijn. In cellen van speekselklieren van de larven van fruitvliegen komen reuzenchromosomen voor. Tijdens de groei vinden vele DNA-replicaties plaats zonder dat de cellen of kernen in de speekselklieren zich delen. De chromosomen bestaan daardoor uit duizenden chromatiden (zie afbeelding 37). De cellen nemen hierdoor wel in omvang toe maar niet in aantal. Onder een gewone lichtmicroscoop vertoont een reuzenchromosoom een bandenpatroon dat wordt veroorzaakt doordat sommige delen van het chromosoom minder compact zijn opgevouwen dan andere. Op plaatsen waar transcriptie plaatsvindt, zijn verdikkingen (puffs) zichtbaar.



▶ **Afb. 37** Een reuzenchromosoom van een fruitvlieg met zichtbare verdikkingen (puffs).

opdracht

21 **a** Wat gebeurt er in afbeelding 37 met de chromatiden in de puff?

b Waar vind je de genen die tot expressie kunnen komen in een reuzenchromosoom van een fruitvlieg: in de donkere banden of in de lichte banden? Leg je antwoord uit.

c Fruitvliegen hebben een bijzonder gen in hun chromosomen: het gen Dscam. Dit gen heeft 95 exons waarmee door middel van splicing 38 016 verschillende eiwitten kunnen worden gemaakt. Het Dscam-gen is echter een uitzondering. Meestal kan een organisme met één gen maar een paar verschillende eiwitten maken.
Waarom bestuderen wetenschappers het Dscam-gen bij fruitvliegen?

d Wat is het voordeel van splicing voor complexe organismen?

Leerdoelen
- Je kunt beschrijven hoe translatie plaatsvindt.
- Je kunt beschrijven hoe eiwitsynthese plaatsvindt.

4 Translatie en eiwitsynthese

Je lichaam kan eiwitten gebruiken als brandstof, maar hun functie als bouwstof is veel belangrijker. Eiwitten kunnen bijvoorbeeld functioneren als hormoon, enzym, transporteiwit of beschermend eiwit. Door eiwitsynthese zorgen je cellen ervoor dat je voldoende van deze eiwitten hebt.

GENETISCHE CODE

De eiwitten in je lichaam kunnen worden opgebouwd uit twintig verschillende aminozuren. Het aantal en de volgorde van de aminozuren verschillen van eiwit tot eiwit, waardoor ook de eigenschappen van de eiwitten verschillen. De nucleotidevolgorde in het mRNA codeert voor de volgorde van de aminozuren in eiwitten. mRNA bevat vier verschillende nucleotiden. Om één aminozuur te coderen, zijn drie opeenvolgende nucleotiden nodig. Dit noem je een **codon** of **triplet**.
In afbeelding 38 is in een tabel de genetische code weergegeven. De **genetische code** is de vertaling van de nucleotidevolgorde naar aminozuren. In de tabel is af te lezen welke **tripletcode** correspondeert met welk aminozuur. Voorbeeld: de tripletcode UUU codeert voor het aminozuur fenylalanine (Phe).
De synthese van een aminozuurketen start altijd met de tripletcode AUG. Dit noem je het **startcodon**. In de tabel is af te lezen dat dit codon codeert voor het aminozuur methionine (Met). Elke aminozuurketen begint dan ook met methionine. Bij de meeste eiwitten wordt dit aminozuur later weer van de keten afgesplitst.
Drie tripletcodes coderen niet voor een aminozuur. Dit zijn de **stopcodons**. Doordat geen aminozuur kan worden ingebouwd, stopt de eiwitsynthese.

Afb. 38 De genetische code.

2e base in codon (kolommen); 1e base in codon (links); 3e base in codon (rechts)

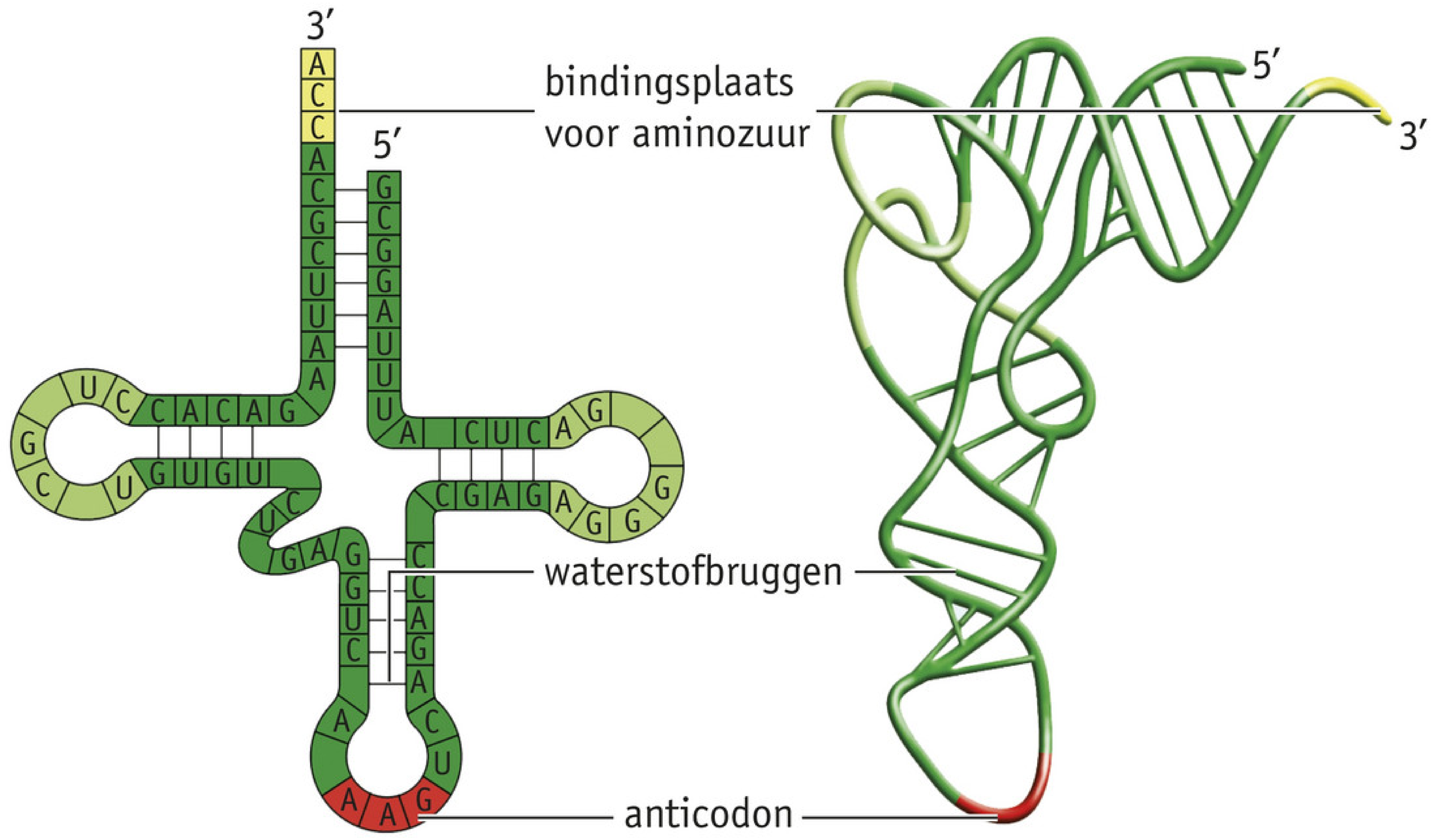
	U	C	A	G	
U	Phe	Ser	Tyr	Cys	U
	Phe	Ser	Tyr	Cys	C
	Leu	Ser	STOP	STOP	A
	Leu	Ser	STOP	Trp	G
C	Leu	Pro	His	Arg	U
	Leu	Pro	His	Arg	C
	Leu	Pro	Gln	Arg	A
	Leu	Pro	Gln	Arg	G
A	Ile	Thr	Asn	Ser	U
	Ile	Thr	Asn	Ser	C
	Ile	Thr	Lys	Arg	A
	Met	Thr	Lys	Arg	G
G	Val	Ala	Asp	Gly	U
	Val	Ala	Asp	Gly	C
	Val	Ala	Glu	Gly	A
	Val	Ala	Glu	Gly	G

In *Binas* vind je de namen en structuurformules van de aminozuren.

TRANSLATIE

Een cel heeft in het cytoplasma altijd een voorraad van de twintig verschillende aminozuren voor de eiwitsynthese. Door aminozuren op te nemen uit de omgeving of door aminozuren zelf te maken, wordt deze voorraad op peil gehouden. De aminozuren worden door een ribosoom aan elkaar gekoppeld tot eiwitten in een volgorde die wordt bepaald door een mRNA-molecuul. Dit noem je **translatie**. tRNA-moleculen binden aminozuren uit het cytoplasma en vervoeren ze naar een ribosoom. tRNA-moleculen worden direct gevormd langs een sequentie in het niet-coderend DNA.
Een tRNA-molecuul is een enkelstrengs RNA-molecuul met een enigszins ‘opgevouwen’ ruimtelijke vorm. Dat komt doordat bepaalde delen zich door complementaire basenparing met waterstofbruggen aan andere delen van hetzelfde molecuul binden (zie afbeelding 39). Alle tRNA-moleculen hebben aan één uiteinde dezelfde drie ongepaarde nucleotiden: CCA. Hieraan kan een enzym een aminozuur binden. Elk aminozuur wordt door een specifiek enzym aan een specifiek tRNA-molecuul gebonden. Zo ontstaan er verschillende tRNA-aminozuurcomplexen.

▶ **Afb. 39** Een tRNA-molecuul (schematisch).



1 tweedimensionale weergave 2 driedimensionale weergave

Op een van de lussen die naar buiten uitsteken, bevinden zich drie nucleotiden die een **anticodon** vormen. De stikstofbasen in dit anticodon kunnen zich door basenparing binden aan de stikstofbasen in een complementair codon van een mRNA-molecuul. Het codon UUU in mRNA dat codeert voor het aminozuur fenylalanine (Phe), heeft AAA als anticodon. Aan het tRNA-aminozuurcomplex met het anticodon AAA is dus het aminozuur fenylalanine gekoppeld.

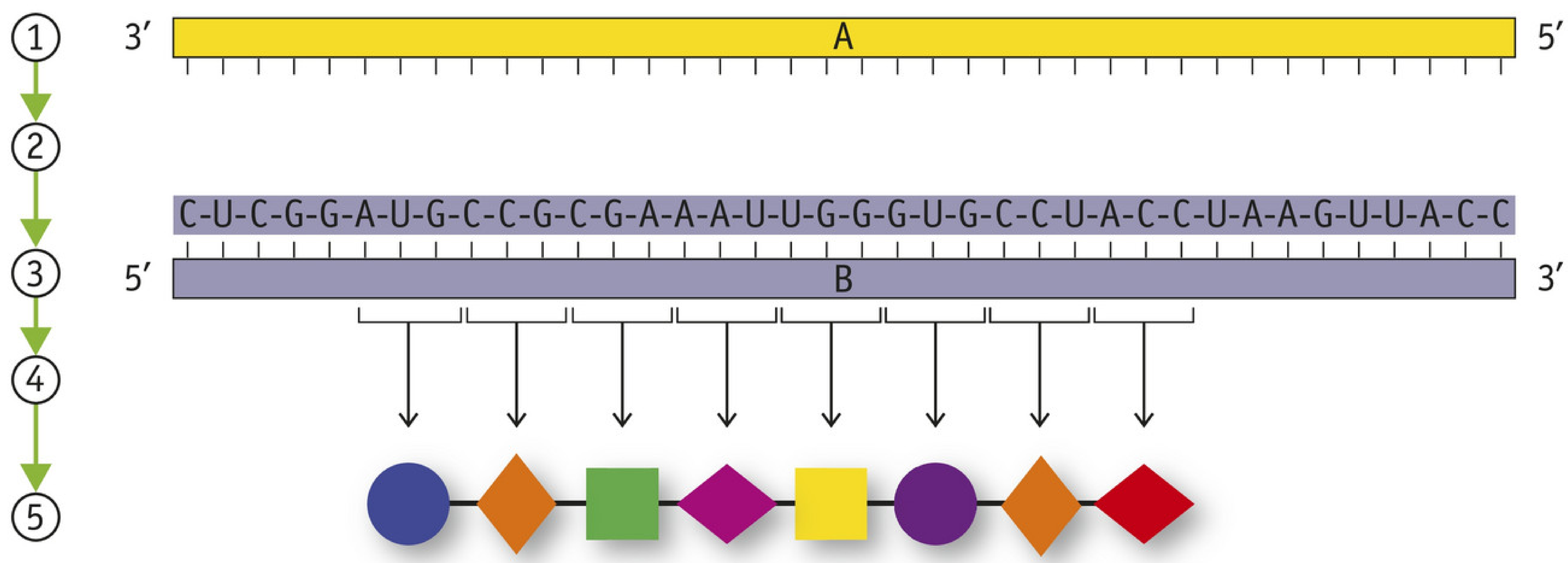
opdrachten

22 a Welke drie stopcodons kunnen in een mRNA-molecuul voorkomen?
b Zijn codons van twee nucleotiden geschikt als code voor de synthese van eiwitten? Leg je antwoord uit.
c Het deel van een mRNA-molecuul dat codeert voor de eerste zes aminozuren van een bepaald eiwit, is: UAU AAG UGU UAA UCG GUA.
Wordt dit mRNA-molecuul van links naar rechts of van rechts naar links afgelezen? Leg je antwoord uit.

23 In afbeelding 40 worden de verschillende stappen van de eiwitsynthese schematisch weergegeven.

- **a** Noteer achter nummer 1 tot en met 5 de juiste woorden. Kies uit: *DNA (template-streng) – eiwit – mRNA – transcriptie – translatie*.
- **b** Noteer in de juiste volgorde welke stikstofbasen in streng A voorkomen.
- **c** Neem de reeks stikstofbasen van streng B over. Geef aan waar zich het startcodon bevindt en waar het stopcodon.
- **d** Welke aminozuren worden achtereenvolgens aan elkaar gekoppeld? Gebruik hierbij de tabel in afbeelding 38.

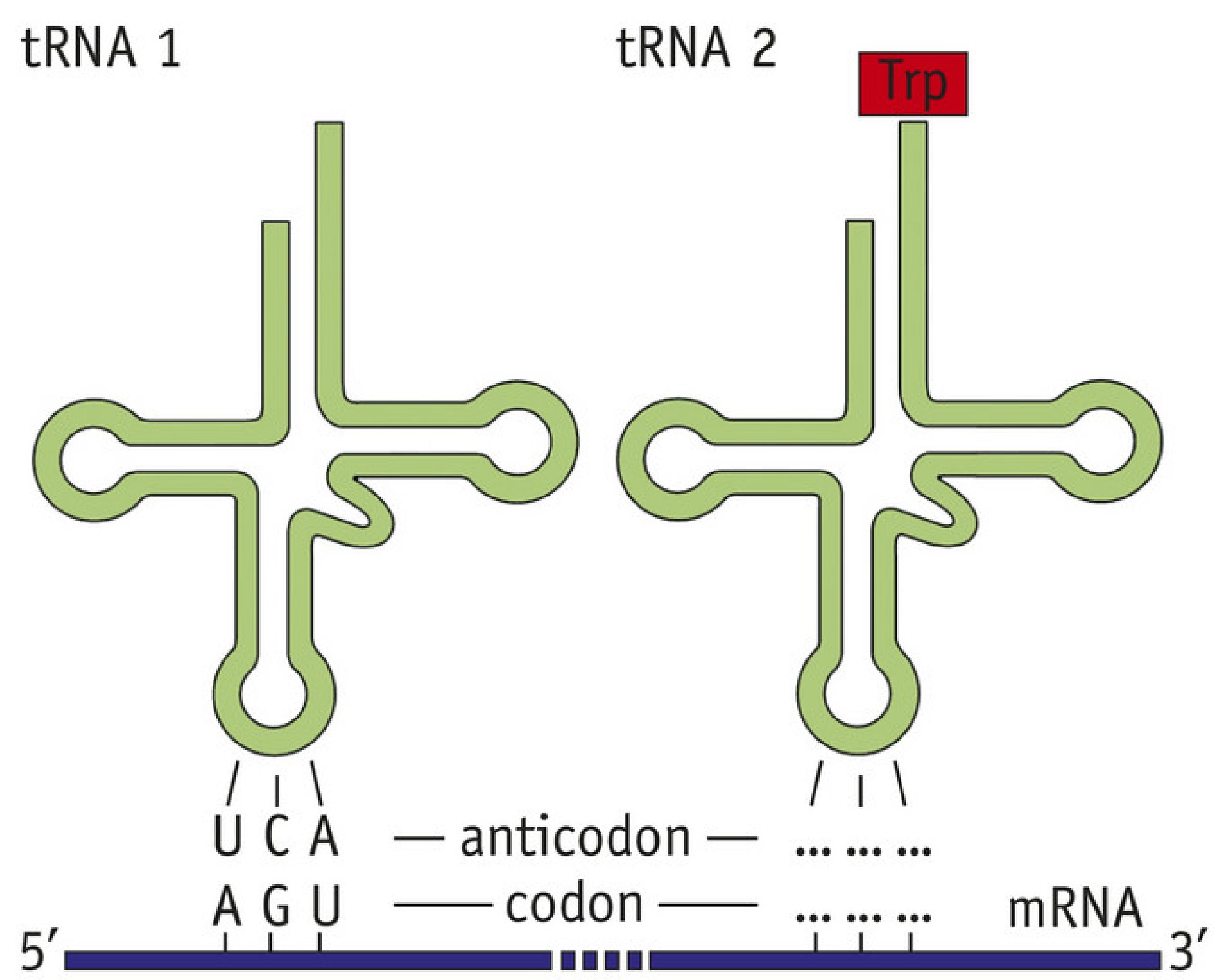
▶ **Afb. 40** Eiwitsynthese (schematisch).



24 Elk aminozuur wordt door een specifiek enzym aan een specifiek tRNA-molecuul gebonden.

- **a** Hoeveel verschillende enzymen zijn er dan nodig? Leg je antwoord uit.
- **b** Waarom worden tRNA-moleculen ook wel 'de vertalers' genoemd?
- **c** Bekijk afbeelding 41. Welk aminozuur wordt er door een enzym gebonden aan de bindingsplaats van tRNA 1 in de afbeelding? Gebruik hierbij de tabel in afbeelding 38.
- **d** Aan de bindingsplaats van tRNA 2 in afbeelding 41 is tryptofaan (Trp) gebonden. Noteer de stikstofbasen in het codon van mRNA en in het anticodon van het tRNA.

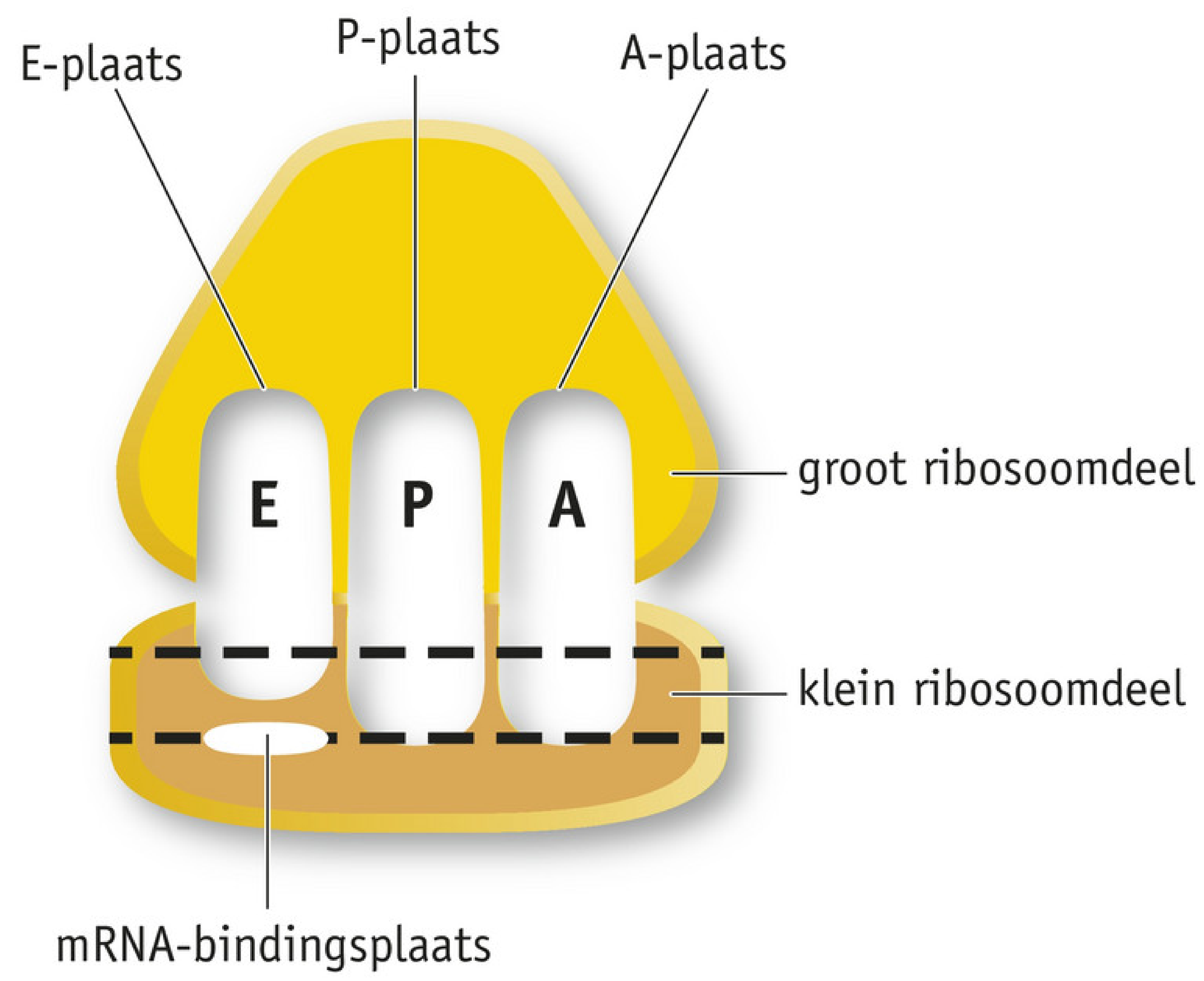
▶ **Afb. 41** Twee tRNA-moleculen.



RIBOSOMEN

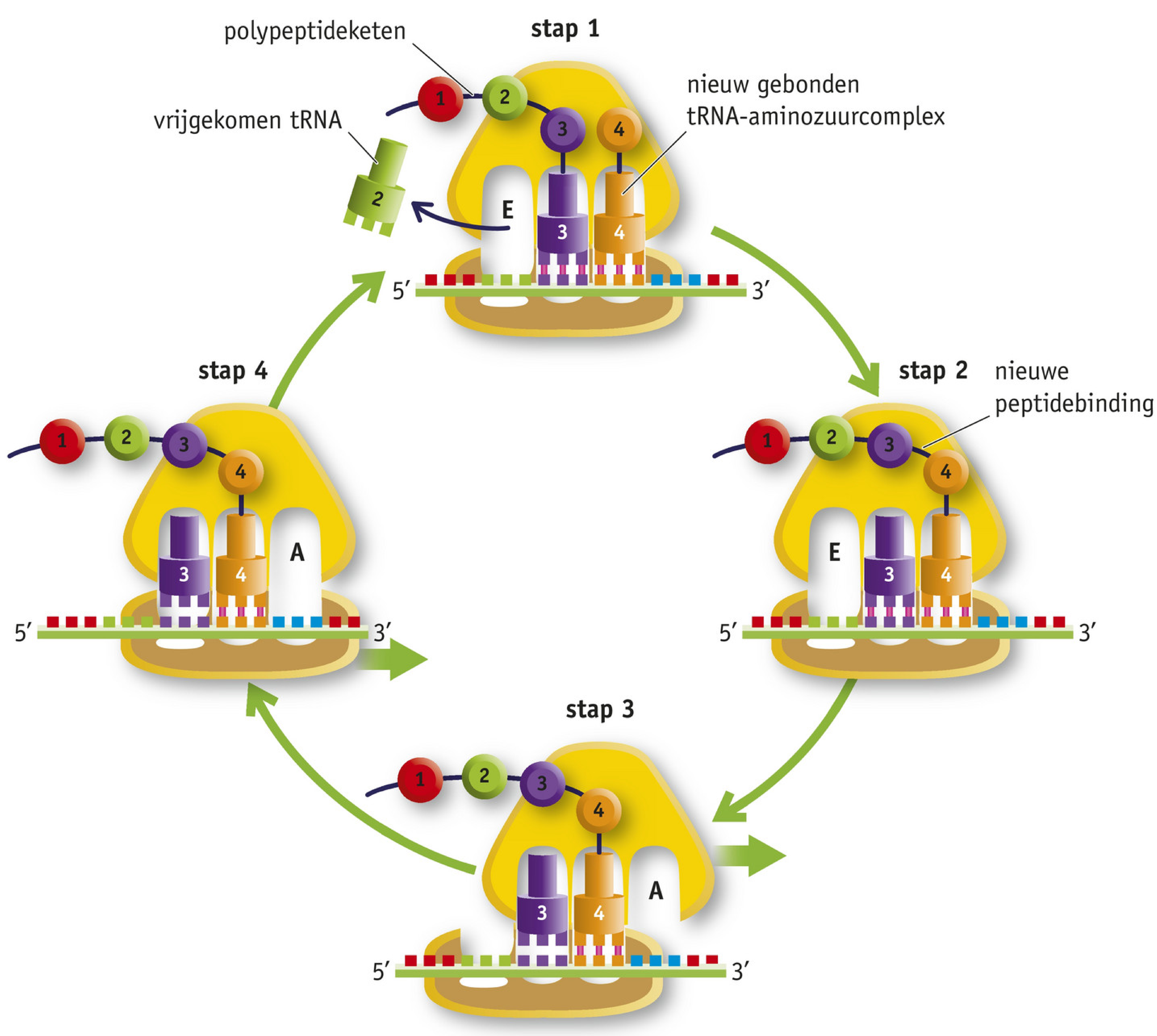
Ribosomen bestaan uit een klein deel en een groot deel. Beide delen zijn opgebouwd uit rRNA-moleculen en eiwitten (zie afbeelding 42). Ribosomen koppelen aminozuren aan elkaar tot eiwitten (polypeptideketens). Het kleine ribosoomdeel heeft daarvoor een mRNA-bindingsplaats en het grote ribosoomdeel heeft drie tRNA-bindingsplaatsen (E, P en A).

▶ **Afb. 42** Een ribosoom met de bindingsplaatsen voor mRNA en tRNA (schematisch).



Bij het begin van de translatie bindt een klein ribosoomdeel aan het 5'-uiteinde van een mRNA-molecuul. Het schuift door tot het kan binden aan het startcodon. Daarna bindt het anticodon van een tRNA-methioninecomplex aan het startcodon. Vervolgens bindt een groot ribosoomdeel en kan de translatie beginnen. Het ribosoom schuift langs het mRNA-molecuul, codon na codon, en elk codon passeert achtereenvolgens bindingsplaatsen A, P en E in het ribosoom (zie afbeelding 43).

▼ **Afb. 43** Translatie (schematisch).



Stap 1: Een tRNA-aminozuurcomplex met een anticodon dat complementair is aan het codon op de A-plaats in mRNA, wordt gebonden door waterstofbruggen. Een tRNA-molecuul dat zijn aminozuur heeft afgeleverd, verlaat tegelijkertijd de E-plaats.

Stap 2: Op de P-plaats komt het aminozuur van het tRNA-aminozuurcomplex vrij. Het aminozuur gaat een peptidebinding aan met het aminozuur op de A-plaats, waardoor de aminozuurketen groeit.

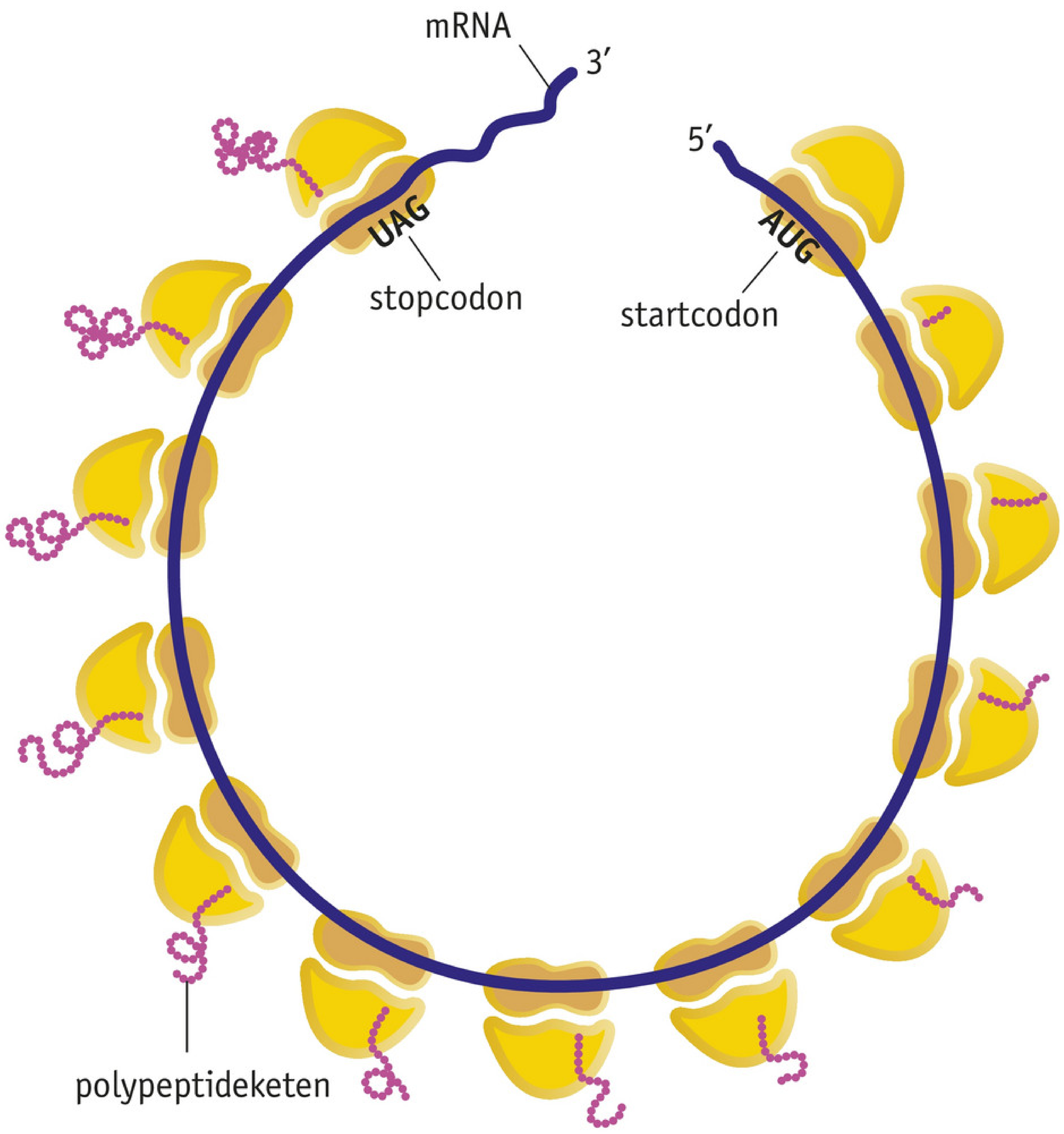
Stap 3: Het grote ribosoomdeel schuift nu drie nucleotiden door richting het 3'-uiteinde. Het tRNA op plaats P schuift door naar plaats E. Het tRNA-aminozuurcomplex op plaats A schuift door naar plaats P.

Stap 4: Hierna schuift het kleine ribosoomdeel met het gebonden mRNA ook drie nucleotiden verder op. De A-plaats is vrij om een nieuw tRNA-aminozuurcomplex te binden.

POLYRIBOSOMEN EN RELEASE-FACTOR

Als een ribosoom een stuk voorbij het startcodon is, kan een ander ribosoom binden aan het startcodon. Zo kunnen er meerdere ribosomen tegelijkertijd gebonden zijn aan één mRNA-molecuul. De cel kan dan veel meer eiwitten maken in een bepaalde tijd. Met een elektronenmicroscoop zijn vaak clusters van ribosomen (**polyribosomen**) in de cel zichtbaar. Ze kunnen los voorkomen in het cytoplasma of gebonden aan het endoplasmatisch reticulum. Doordat een mRNA-molecuul vaak in een cirkel ligt, kan een ribosoom dat klaar is met de translatie, zich meteen opnieuw binden aan het startcodon (zie afbeelding 44).

▶ **Afb. 44** Een polyribosoom (schematisch).

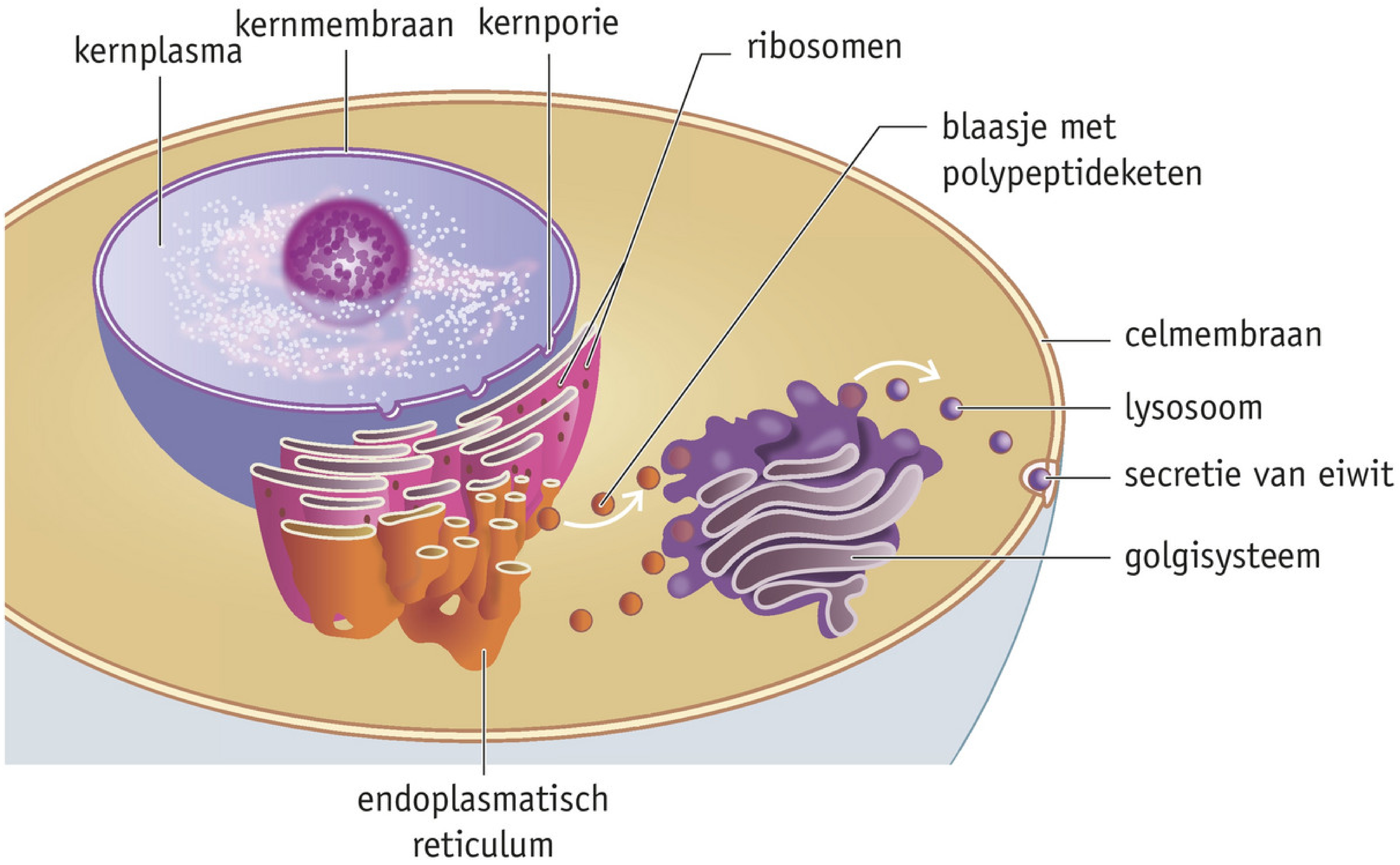


De translatie stopt wanneer een ribosoom een stopcodon bereikt. Er bestaat geen tRNA-aminozuurcomplex dat een stopcodon kan herkennen. In plaats daarvan bindt er een speciaal eiwitmolecuul (**release-factor**) aan het stopcodon in mRNA, waardoor de aminozuurketen loslaat en het kleine en grote ribosoomdeel uit elkaar gaan.

EIWITTEN

Nieuwe eiwitten die in een cel zijn gevormd door ribosomen die vrij in het cytoplasma liggen, komen in het cytoplasma terecht. Zijn de eiwitten gevormd door ribosomen op het endoplasmatisch reticulum, dan komen ze in het endoplasmatisch reticulum terecht. Door vouwing ontstaat dan de driedimensionale structuur. Een groot deel van de eiwitten gaat vervolgens naar het golgisysteem. Veel eiwitten worden daar nog verder bewerkt, maar sommige eiwitmoleculen worden pas functioneel als ze buiten de cel zijn afgescheiden (zie afbeelding 45). Wanneer een eiwit niet de juiste vorm heeft, kan het zijn functie niet uitvoeren en wordt het meestal vernietigd door bepaalde enzymen: de proteasen. Eiwitten met een verkeerde vorm kunnen ziekten veroorzaken als ze niet worden afgebroken en samenklonteren. Soms functioneren ze wel, maar voeren ze hun taak niet goed uit. Ook dat kan ziekten veroorzaken. Ziekten als diabetes, taaislijmziekte (cystische fibrose) of de ziekte van Alzheimer worden veroorzaakt door verkeerd gevouwen eiwitten.

▶ **Afb. 45** De vorming van eiwitten.



opdrachten

25 a Op welke plaats in het ribosoom gaat een aminozuur een peptidebinding aan met het aminozuur van het tRNA waardoor de aminozuurketen groeit?

b Door een fout verandert een codon in het mRNA van 5’-CAG-3’ in 5’-GAG-3’. Verandert hierdoor de aminozuursamenstelling van het door dit mRNA gecodeerde eiwit? Zo ja, hoe?

c Cytoplasma bevat enzymen die mRNA afbreken.
Leg uit dat deze enzymen nodig zijn voor een goed functioneren van de cel.

d Het aantal fouten dat wordt gemaakt bij de synthese van RNA is hoger dan bij de synthese van DNA. Toch hebben fouten bij de RNA-synthese minder blijvende gevolgen voor een organisme of voor het nageslacht van dat organisme dan fouten bij de DNA-synthese. Leg dit uit.

26 Bekijk afbeelding 46.

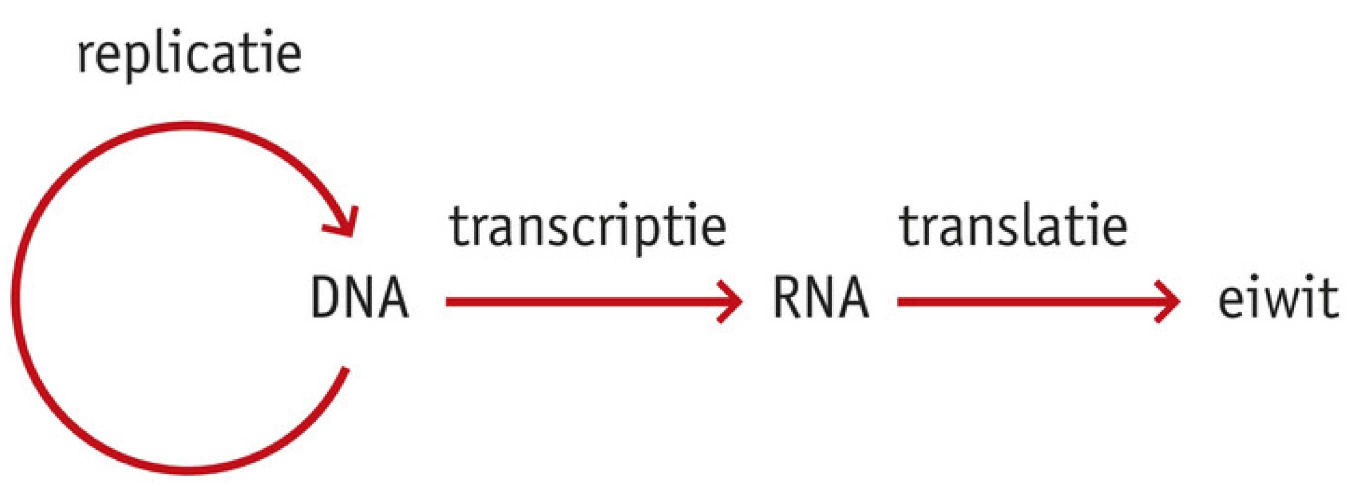
a Bij welk proces wordt DNA-ligase gebruikt?

b Bij welke groep organismen vindt RNA-processing plaats?

c Welke delen worden door splicing uit het pre-mRNA geknipt?

d Maak een schema waarbij de verschillen en overeenkomsten tussen DNA-replicatie, transcriptie en translatie duidelijk worden. Beantwoord de volgende vragen voor deze drie processen:
- Wat ontstaat er bij het proces?
- Waaruit is het opgebouwd?
- Waardoor wordt het opgebouwd?
- Waar begint het proces?
- Wat wordt er afgelezen?
- In welke richting vindt het aflezen plaats?
- Wanneer stopt het proces?

▶ **Afb. 46** Overzicht DNA-replicatie, transcriptie en translatie.

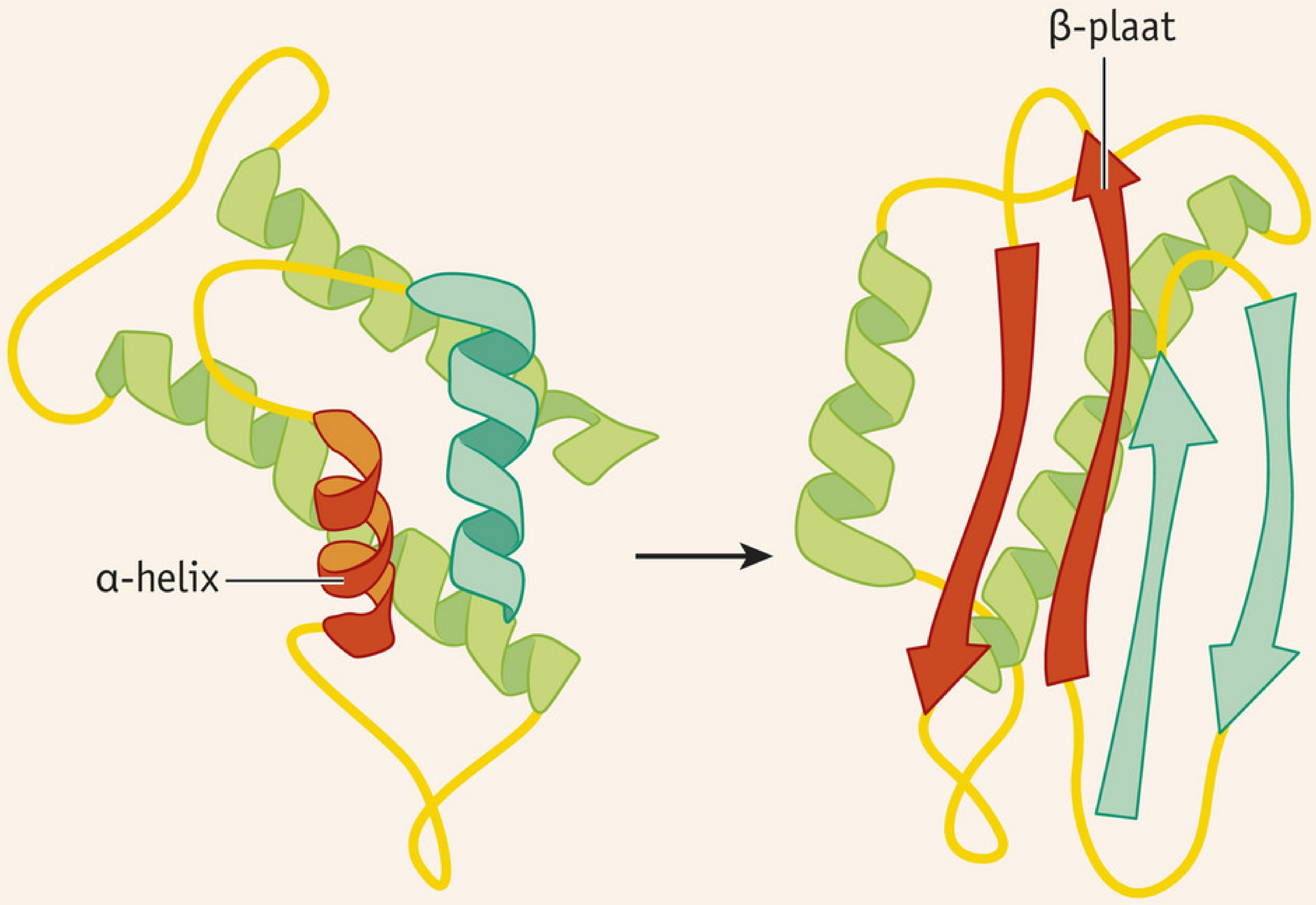


CONTEXT Leefwereld

Prionen

De gekkekoeienziekte of BSE werd in 1985 voor het eerst in Groot-Brittannië vastgesteld. Op televisie zag je beelden van koeien die zich vreemd bewogen en omvielen. Toen bekend werd dat bij mensen de ziekte van Creutzfeldt-Jakob (CJD) kan worden veroorzaakt door het eten van rundvlees dat besmet is met BSE, durfden veel mensen geen vlees meer te eten. Tot 1982 werd gedacht dat ziekteverwekkende micro-organismen altijd de oorzaak waren van infectieziekten. Micro-organismen bevatten allemaal DNA of RNA met de genetische code voor de voortplanting van het micro-organisme. Toen werd ontdekt dat prionen bij runderen BSE veroorzaken en bij mensen de dodelijke ziekte van Creutzfeldt-Jakob.
Prionen zijn abnormaal gevouwen eiwitten die ontstaan uit Prion Proteïnen (PrP-eiwitten). PrP-eiwitten spelen een grote rol bij de aanmaak van zenuwcellen in de hersenen. Prionen tasten het centrale zenuwstelsel van dieren en mensen aan. Daarbij ontstaan holle ruimten in de hersenen door het afsterven van zenuwcellen. Prionen zetten ertoe aan dat normaal gevouwen PrP-eiwitten ook abnormaal vouwen. Ze zijn overdraagbaar tussen diersoorten die soortgelijke PrP-eiwitten hebben.

▶ **Afb. 47** Structuur van een PrP-eiwit en van een prion (schematisch).



opdracht

27 Normale PrP-eiwitten hebben een helix als ruimtelijke structuur. De prionvorm heeft een veel stabielere structuur met β-platen (zie afbeelding 47). De β-plaatstructuur zorgt ervoor dat prionen snel gaan samenklonteren.

a Welke ruimtelijke structuur van het eiwit ondergaat een verandering als een PrP-eiwit een prion wordt?

b Verklaar hoe het eten van rundvlees dat besmet is met prionen die BSE veroorzaken, de ziekte van Creutzfeldt-Jakob (CJD) bij mensen kan veroorzaken.

c Besmetting met prionen is moeilijk te voorkomen doordat ze bestand zijn tegen ontsmetten, bestralen, bevriezen, drogen en verhitten en ook tegen eiwitsplitsende enzymen. Toch is het aantal patiënten waarbij de diagnose CJD is gesteld, tot op heden beperkt gebleven.
Hoe kun je dit verklaren?

d Bij FFI (fatale familiaire insomnie) lijdt een patiënt aan steeds toenemende slapeloosheid. FFI kan door overerving worden doorgegeven. Een nakomeling van een patiënt met FFI heeft 50% kans om de ziekte ook te krijgen.
Op welke manier ontstaan prionen bij FFI? Leg je antwoord uit.

Leerdoelen

- Je kunt verschillende manieren van genregulatie beschrijven bij prokaryoten.
- Je kunt verschillende manieren van genregulatie beschrijven bij eukaryoten.
- Je kunt beschrijven wat het belang is van genexpressie voor zelfregulatie en zelforganisatie van een organisme.

5 Genexpressie

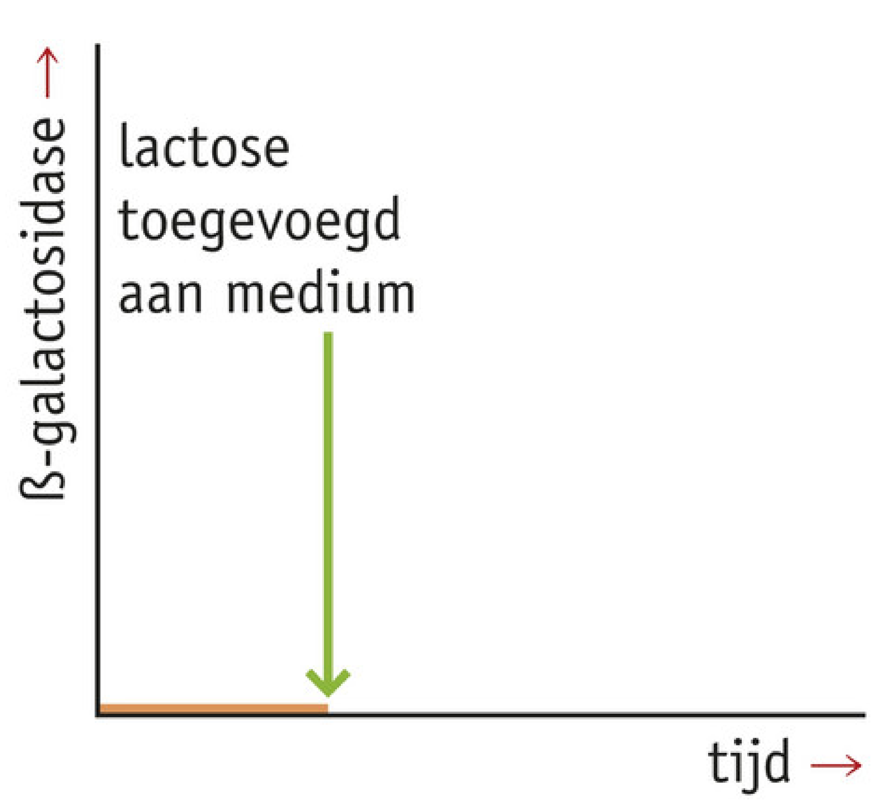
Alle cellen van een organisme hebben hetzelfde DNA in de celkern. Toch is de bouw en functie van bijvoorbeeld neuronen, kraakbeencellen en spiercellen heel verschillend. Hoe is dat mogelijk?

GENREGULATIE EN GENEXPRESSIE

Elke celkern in je lichaam bevat precies dezelfde genen. Maar niet alle genen zijn actief in alle cellen. De genen in een cel kunnen worden aan- en uitgezet. Dit noem je **genregulatie**. Wanneer een gen aan staat, wordt de informatie van het DNA door transcriptie omgezet in pre-mRNA en wordt mRNA door translatie omgezet in een eiwit. Dit noem je **genexpressie**. Het reguleren van de genexpressie maakt het voor cellen mogelijk om verschillende eiwitten te produceren op het moment dat de cel ze nodig heeft.

Zowel prokaryoten als eukaryoten passen hun genexpressie aan wanneer milieufactoren veranderen. Bij meercellige eukaryoten met hetzelfde genoom in alle cellen hangt de genexpressie in een cel niet alleen af van de milieufactoren maar ook van de celfunctie. Tijdens de ontwikkeling van een meercellige eukaryoot van een zygote tot een volwassen organisme, moeten de juiste genen op het juiste moment en de juiste plaats tot expressie komen. Zowel bij prokaryoten als eukaryoten wordt dat geregeld door **regulatorgenen**. In prokaryoten coderen ze voor een repressor. In eukaryoten coderen zij voor transcriptiefactoren.

▼ Afb. 48

ONDERZOEK	GENEXPRESSIE BIJ *E. COLI*
Inleiding	*Escherichia coli (E. coli)* is een bacterie die in de dikke darm leeft van suikers zoals glucose en lactose. Voor de vertering en opname van lactose maakt *E. coli* onder andere het enzym β-galactosidase, dat lactose splitst in glucose en galactose. De hoeveelheid lactose in de darmen is afhankelijk van de voedselinname en verandert continu. Wanneer je een glas melk drinkt, bevat de darminhoud veel lactose. Er is bij *E. coli* onderzoek gedaan naar de manier waarop de synthese van enzymen voor de vertering van lactose wordt gereguleerd. Als *E. coli* groeit op een medium met glucose, produceren de bacteriën slechts zeer kleine hoeveelheden van deze enzymen.
Onderzoeksvraag	
Hypothese	Bij toename van de concentratie lactose stijgt de genexpressie van het β-galactosidasegen bij *E. coli*.
Experiment	Van een medium met *E. coli* maar zonder lactose wordt de concentratie β-galactosidase bepaald. Vervolgens wordt aan het medium lactose toegevoegd. Daarna wordt op verschillende momenten de concentratie β-galactosidase gemeten. De gegevens worden uitgezet in een diagram.
Resultaat	β-galactosidaseproductie bij *Escherichia coli* (schematisch). 
Conclusie	Na toevoeging van lactose aan een medium met *E. coli* is de genexpressie van het β-galactosidasegen toegenomen. De hypothese is aangenomen.

opdracht

28 Uit het onderzoek van afbeelding 48 blijkt dat het milieu invloed heeft op de genexpressie bij *E. coli*.

a Wat was de onderzoeksvraag?

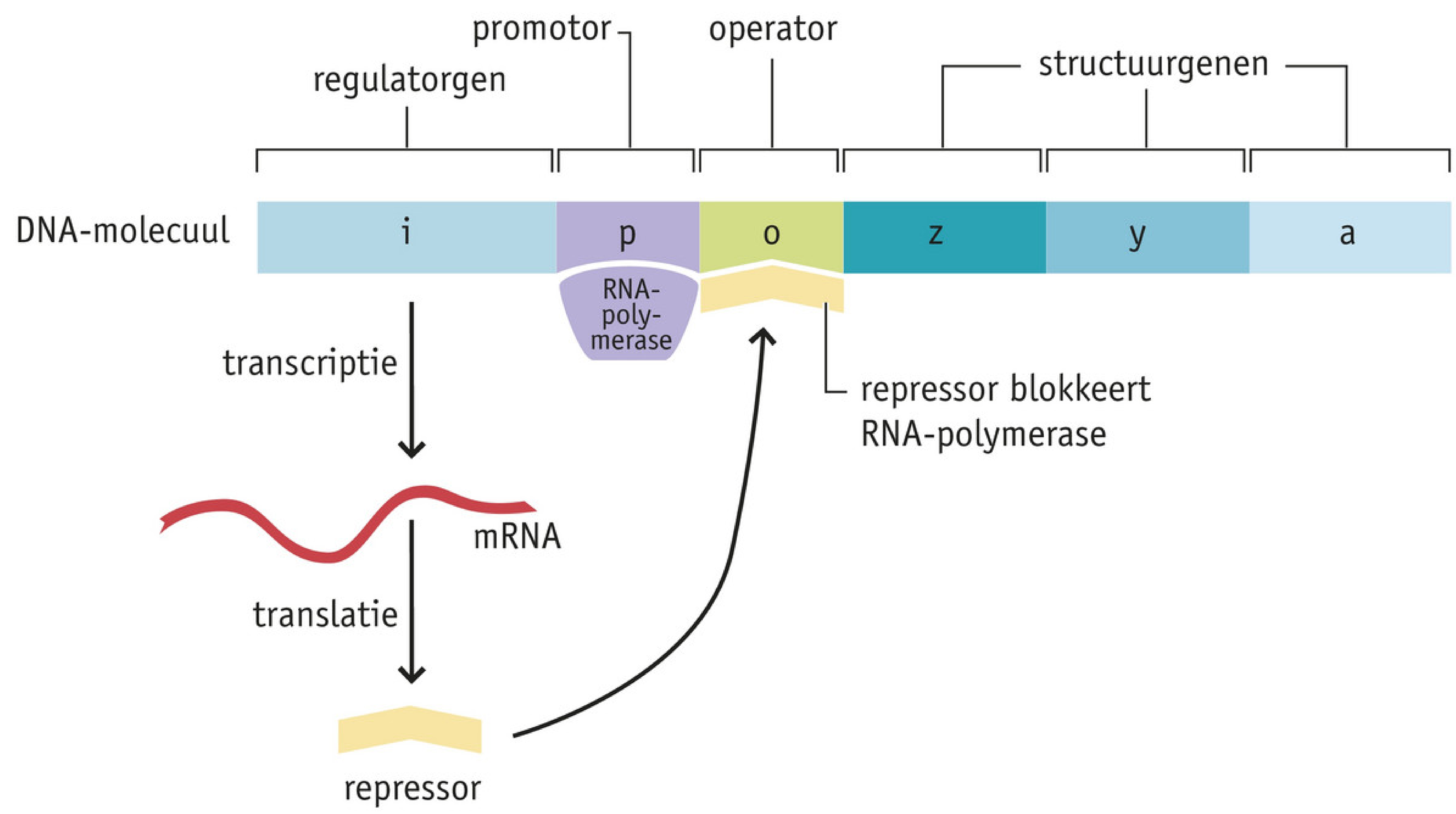
b De resultaten zijn uitgewerkt in een diagram.
Neem de grafiek over en maak deze af.

Genregulatie bij prokaryoten

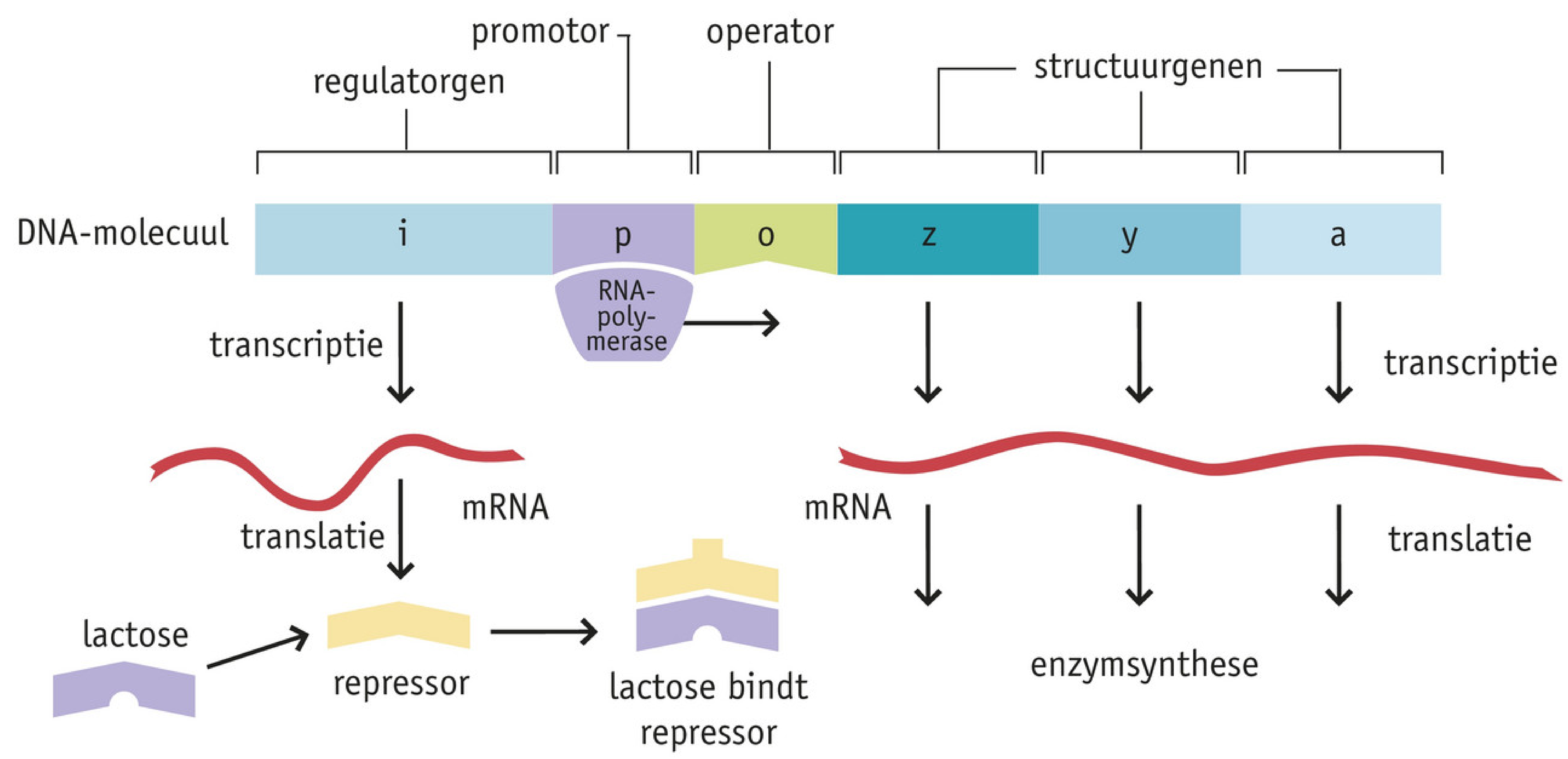
Uit het onderzoek van afbeelding 48 blijkt dat het milieu invloed heeft op de genexpressie bij *E. coli*. Het toevoegen van lactose brengt de genexpressie op gang waardoor *E. coli* onder andere het enzym β-galactosidase produceert. Een stof die de genexpressie op gang brengt zoals lactose, noem je een **inductor**. In prokaryoten bevatten **structuurgenen** de informatie voor het vormen van een RNA of eiwit.
Langs structuurgenen kan transcriptie plaatsvinden. De structuurgenen die coderen voor 'samenwerkende' producten, liggen bij prokaryoten vaak naast elkaar in het DNA-molecuul achter een gezamenlijke promotor. Daardoor kan de expressie van deze genen tegelijk worden beïnvloed. Het deel van het DNA dat alle genen bevat die de vorming van een eiwit reguleren, heet een **operon**.

Bij *E. coli* coderen de structuurgenen z, y en a voor drie enzymen die een rol spelen bij de vertering en opname van lactose (zie afbeelding 49.1). Wanneer er geen lactose aanwezig is, vindt er geen transcriptie plaats van deze structuurgenen. Er is dan een **repressor** gebonden aan de **operator** die in het DNA vóór de structuurgenen ligt. RNA-polymerase dat gebonden is aan de promotor, wordt daardoor geblokkeerd en kan de structuurgenen niet aflezen. Een regulatorgen codeert voor het repressormolecuul. Repressormoleculen hebben twee bindingsplaatsen. Behalve met de operator kunnen ze ook een binding aangaan met een inductor.
Wanneer lactose aanwezig is, bindt lactose aan de repressor (zie afbeelding 49.2). Die verandert hierdoor van vorm en kan niet meer aan de operator binden.
RNA-polymerase kan nu langs de operator om de structuurgenen z, y en a af te lezen.
In afbeelding 49.2 is weergegeven dat door transcriptie één mRNA-streng is gevormd.
Hiermee kunnen ribosomen de drie enzymen synthetiseren voor de vertering en opname van lactose.

Afb. 49 De werking van een repressor.



1 repressie van structuurgenen bij *E. coli*



2 opheffing van de repressie door een inductor bij *E. coli*

Door de aanwezigheid van lactose komen de structuurgenen z, y en a tot expressie. Doordat de inductor vaak het substraat is van de enzymen die onder invloed van de structuurgenen worden gesynthetiseerd, vindt regulatie van de genexpressie automatisch plaats.

Repressors kunnen actief of inactief zijn. Een actieve repressor is gebonden aan de operator en blokkeert RNA-polymerase. In afbeelding 49.2 wordt de repressor inactief wanneer een inductor (substraatmolecuul) bindt aan de repressor.
De repressor kan dan geen binding meer aangaan met de operator waardoor er transcriptie kan plaatsvinden. De aanwezigheid van inductors brengt de genexpressie op gang.
Er zijn ook repressors die juist actief worden wanneer er een molecuul bindt aan de repressor. Zo'n molecuul heet een **corepressor**. Door de binding van een corepressor kan de repressor binden aan de operator en RNA-polymerase blokkeren. De aanwezigheid van een corepressor onderdrukt de genexpressie.

opdracht

29 *E. coli* heeft vijf structuurgenen die coderen voor enzymen die betrokken zijn bij de synthese van het aminozuur tryptofaan. Tryptofaan komt onder andere voor in banaan, chocolade en melk. Wanneer er voldoende tryptofaan aanwezig is in de dikke darm, worden de structuurgenen tegelijkertijd uitgezet. Als de gastheer van deze bacterie voedsel heeft gegeten dat weinig of geen tryptofaan bevat, worden de vijf genen actief en maakt de bacterie het aminozuur zelf.

a Stel dat afbeelding 50 de situatie weergeeft in een *E. coli*-bacterie in de dikke darm van een gastheer.
Heeft de gastheer dan voedsel gegeten met veel of weinig tryptofaan?
Leg je antwoord uit.

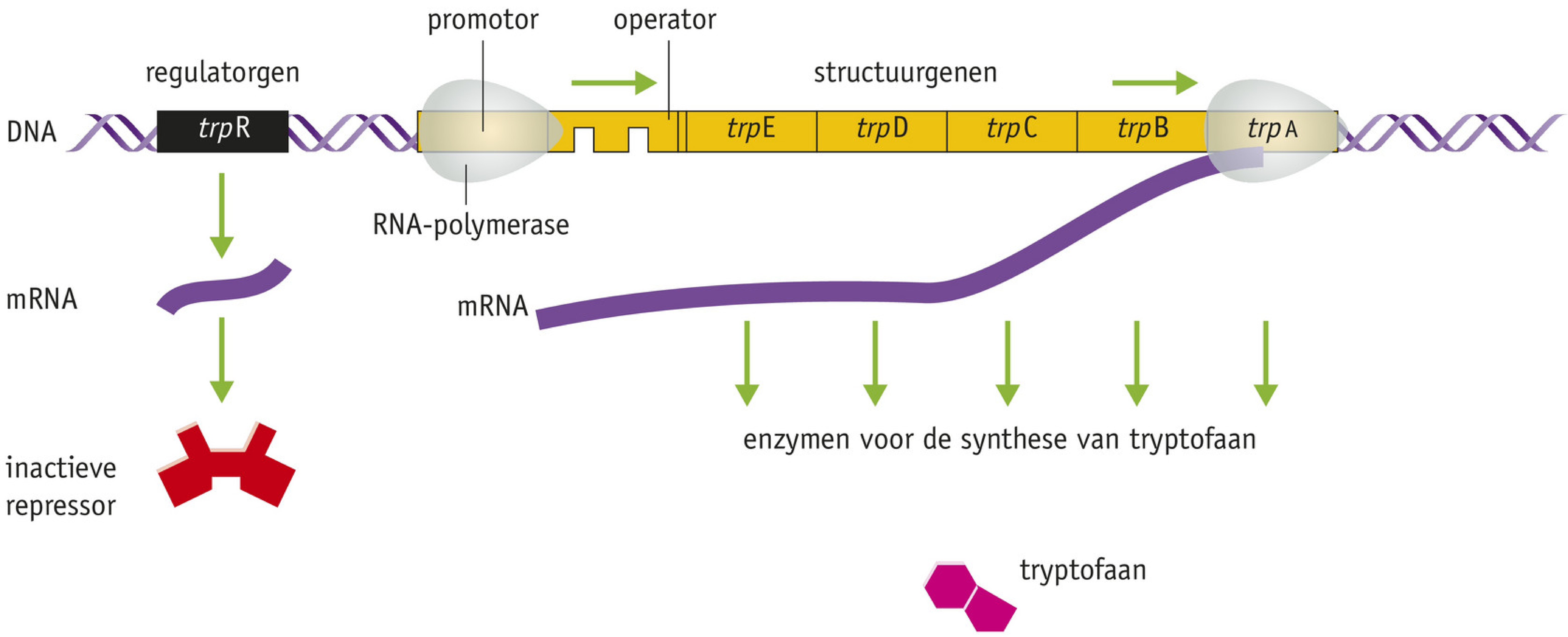
b Onder welke omstandigheden zal de repressor binden aan de operator?
Leg je antwoord uit.

c Is tryptofaan een inductor of een corepressor?

d Als een inductor zich aan de repressor bindt, wordt de repressor dan actief of inactief?

e Welke moleculen zullen vaak als corepressors werken: substraatmoleculen of moleculen van reactieproducten? Leg je antwoord uit.

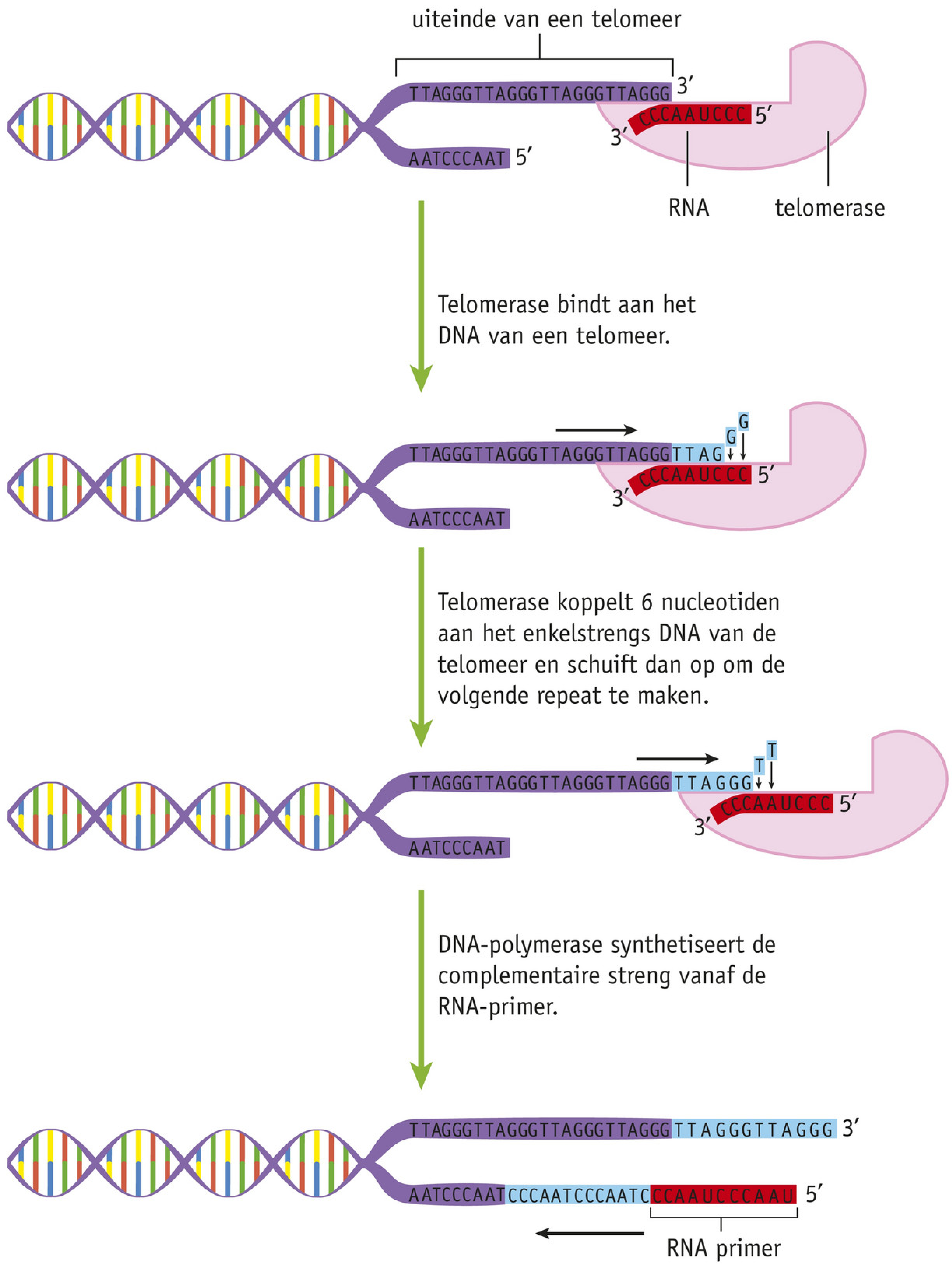
Afb. 50 De productie van enzymen die zijn betrokken bij de synthese van tryptofaan in *E. coli* (schematisch).



GENREGULATIE BIJ EUKARYOTEN

Veel eukaryoten zijn meercellig. Een meercellig organisme ontwikkelt zich van een zygote tot een volwassen individu met gespecialiseerde cellen die verschillende functies hebben. Mensen hebben bijvoorbeeld zo'n 220 verschillende **celtypen**. Deze cellen zijn ontstaan uit **stamcellen**. Dat zijn cellen die nog niet (volledig) zijn gespecialiseerd. Ze kunnen zich onbeperkt delen waarbij een van de dochtercellen een nieuwe stamcel wordt en de andere dochtercel zich gaat differentiëren tot een specifiek celtype.
Zaadcelmoedercellen, eicelmoedercellen, stamcellen en kankercellen kunnen onbeperkt blijven delen doordat in deze cellen het enzym **telomerase** voorkomt. Telomerase kan een telomeer weer langer maken.
Tijdens het embryonale stadium is telomerase verantwoordelijk voor de synthese van de telomeren, maar na de geboorte wordt het telomerasegen in de meeste cellen onderdrukt. Telomerase is een enzym met een RNA-deel. Het RNA-deel dient als complementaire sequentie bij de synthese van DNA voor de verlenging van een telomeer (zie afbeelding 51).

▶ **Afb. 51** Telomerase verlengt een telomeer.



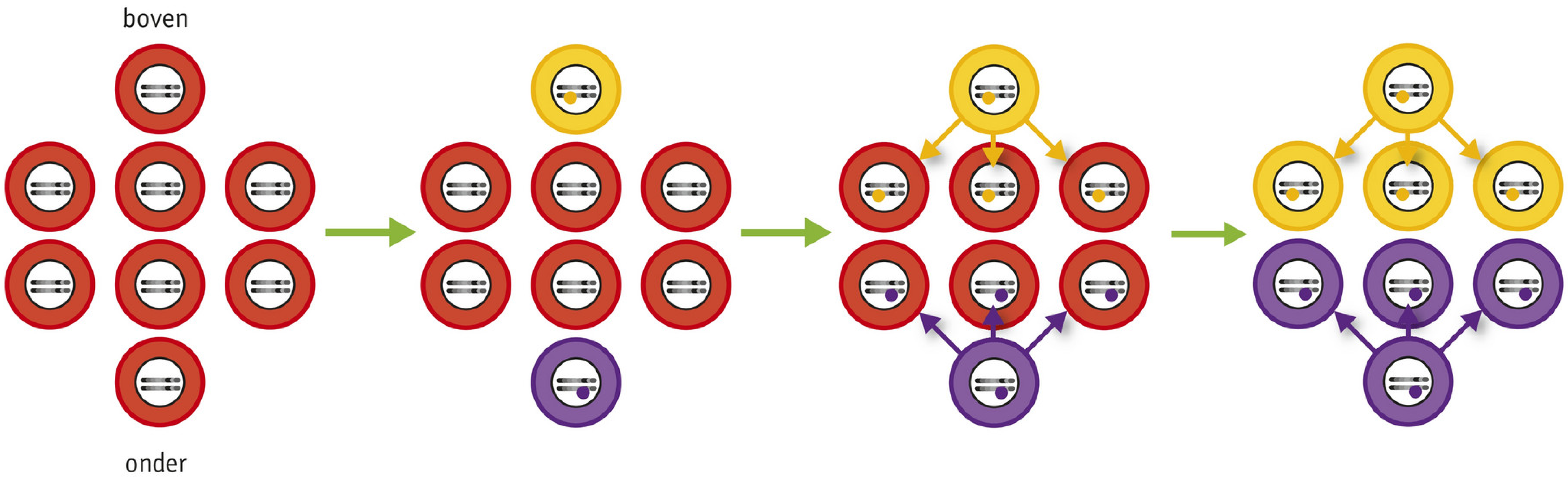
OMNIPOTENT, PLURIPOTENT EN MULTIPOTENT

De embryonale stamcellen die na de eerste delingen van de bevruchte eicel ontstaan, zijn **omnipotent** of **totipotent**. Ze kunnen zich ontwikkelen tot elk celtype, ook tot celtypen die niet tot het embryo behoren, zoals de cellen van de placenta en navelstreng. Na de eerste klievingsdelingen ontstaat de blastula met daarin de embryonaalknop die bestaat uit stamcellen die zich kunnen ontwikkelen tot alle celtypen van het organisme. Deze stamcellen noem je **pluripotent**. Pluripotente embryonale stamcellen kunnen zich niet differentiëren tot cellen van de placenta of navelstreng. De pluripotente cellen specialiseren zich verder tot stamcellen waaruit enkel nog cellen kunnen ontstaan met een meer specifieke functie.
Deze **multipotente** stamcellen kunnen zich alleen ontwikkelen tot een beperkt aantal celtypen, bijvoorbeeld bloedstamcellen die zich kunnen ontwikkelen tot verschillende soorten bloedcellen of bloedplaatjes. Stamcellen zijn belangrijk bij de vroege ontwikkeling van een organisme en spelen ook in jonge en volwassen organismen een grote rol. In bepaalde weefsels van een volwassen organisme zijn adulte (volwassen) stamcellen te vinden. Deze stamcellen zijn multipotent en zorgen voor voortdurende vernieuwing van cellen met een korte levensduur.

CELDIFFERENTIATIE

Celdifferentiatie van embryonale stamcellen wordt bepaald door de plaats van de cellen in het embryo. Pluripotente embryonale stamcellen beïnvloeden elkaar doordat in hun DNA regulatorgenen tot expressie worden gebracht die coderen voor transcriptiefactoren. RNA-polymerase kan bij eukaryoten alleen aan een promotor in het DNA binden voor transcriptie, wanneer daar bepaalde transcriptiefactoren aan zijn gebonden. De plaats van een stamcel in het embryo bepaalt welk regulatorgen er wordt aangezet en daardoor welke transcriptiefactor er wordt gemaakt (zie afbeelding 52). Wanneer deze bindt aan een specifieke sequentie in het DNA van de stamcel, komen er genen tot expressie. De eiwitten van deze genen kunnen er bijvoorbeeld voor zorgen dat de cel zich gaat differentiëren. Andere genen coderen voor transcriptiefactoren die genen in de eigen cel of in nabijgelegen stamcellen beïnvloeden. Die kunnen door de afgifte van transcriptiefactoren weer een volgend regulatorgen beïnvloeden. Zo ontstaan er, door een aaneenschakeling van genregulatie en genexpressie, verschillende gespecialiseerde cellen, weefsels en organen.
Gedurende de verschillende fasen van de ontwikkeling van een organisme kunnen er in stamcellen andere genen tot expressie worden gebracht (zie afbeelding 53). Door de wisselende genexpressie ontstaan er gedifferentieerde cellen waaruit zich nieuwe weefsels en organen kunnen ontwikkelen.

▼ **Afb. 52** Genregulatie en celdifferentiatie in embryonale stamcellen.



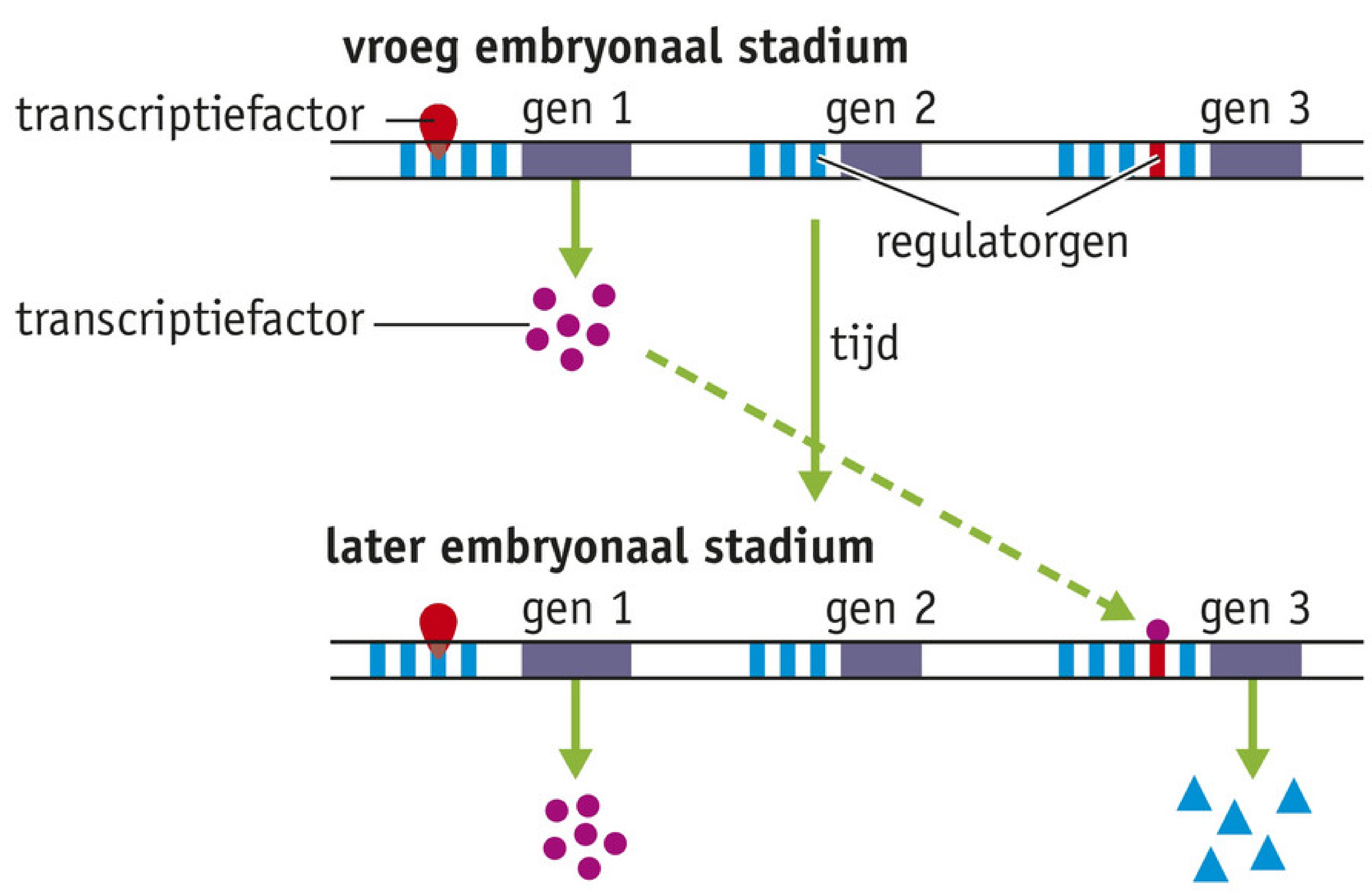
1 In de bovenste en onderste stamcel worden verschillende regulatorgenen geactiveerd.

2 De stamcellen maken verschillende transcriptiefactoren die de celdifferentiatie beïnvloeden.

3 De transcriptiefactoren binden aan genen in het DNA van een naburige cel. Deze kunnen dan coderen voor eiwitten die de celdifferentiatie beïnvloeden of voor transcriptiefactoren die weer andere genen beïnvloeden.

4 Door genexpressie gaan ook deze cellen zich differentiëren.

▶ **Afb. 53** Het reguleren van de genexpressie tijdens verschillende fasen van de embryonale ontwikkeling.



APOPTOSE

Apoptose speelt een belangrijke rol in de embryonale ontwikkeling. Apoptose zorgt er bijvoorbeeld voor dat de handen en voeten bij de mens worden gevormd. De cellen van het weefsel dat aanvankelijk tussen de vingers en tenen aanwezig is, wordt door apoptose afgebroken.
In de cellen van dieren zijn altijd enzymen aanwezig die de cel kunnen doden zodra ze worden geactiveerd. Dat gebeurt bijvoorbeeld wanneer een cel 'ongewenst' is. Enzymen zorgen ervoor dat het cytoskelet van de cel wordt afgebroken. Hierdoor zakt de cel ineen en verliest het contact met de omliggende cellen. Enzymen knippen vervolgens het DNA in de cel in stukjes. De cel valt uiteen en de resten worden opgeruimd, bijvoorbeeld door macrofagen of door enzymen in lysosomen.

opdrachten

Afb. 54 Een poot van een fruitvliegje met een oog.



30 a Wat gebeurt er in cellen zonder telomerase met het enkelstrengs DNA aan de uiteinde van telomeren?
b Wat gebeurt er met een cel wanneer deze in staat is om het telomerasegen te reactiveren?

31 Welk type stamcel is een bevruchte eicel? En een huidstamcel?

32 Bij fruitvliegjes produceert het regulatorgen Ey een transcriptiefactor die verantwoordelijk is voor de vorming van een oog.
a Brengt deze transcriptiefactor één gen of meer genen tot expressie? Leg je antwoord uit.
b Door kunstmatig ingrijpen van onderzoekers in een vroeg embryonaal stadium, ontstaan fruitvliegjes met een oog op hun poot (zie afbeelding 54). Beschrijf hoe de onderzoekers hebben ingegrepen in de embryonale ontwikkeling.
c Wat tonen de onderzoekers hiermee aan? Formuleer twee conclusies.

33 Bij mensen wordt op het moment van de bevruchting bepaald of het embryo een vrouw of een man wordt. Dit hangt af van het paar geslachtschromosomen in een bevruchte eicel: XX of XY. Het SRY-gen dat is gelegen op het Y-chromosoom, stuurt de ontwikkeling van een embryo tot een man. Hiervoor produceert het gen transcriptiefactoren die een aantal andere genen activeren en onderdrukt het de expressie van genen van het X-chromosoom. De transcriptiefactoren beïnvloeden op hun beurt weer andere genen, enzovoort, waardoor het embryo zich uiteindelijk tot een man ontwikkelt. Toch zijn alle embryo's in de eerste vijf tot zes weken vrouwelijk.
a Geef een verklaring voor het feit dat alle embryo's de eerste vijf tot zes weken fenotypisch vrouwelijk zijn.
b Op het moment van de bevruchting ligt vast tot welk geslacht een embryo zich gaat ontwikkelen.
Leg uit hoe het dan mogelijk is dat mannen tepels hebben.
c Bij iemand waarbij het SRY-gen op het Y-chromosoom niet tot expressie komt, komt het fenotype niet overeen met het genotype. Leg dat uit.

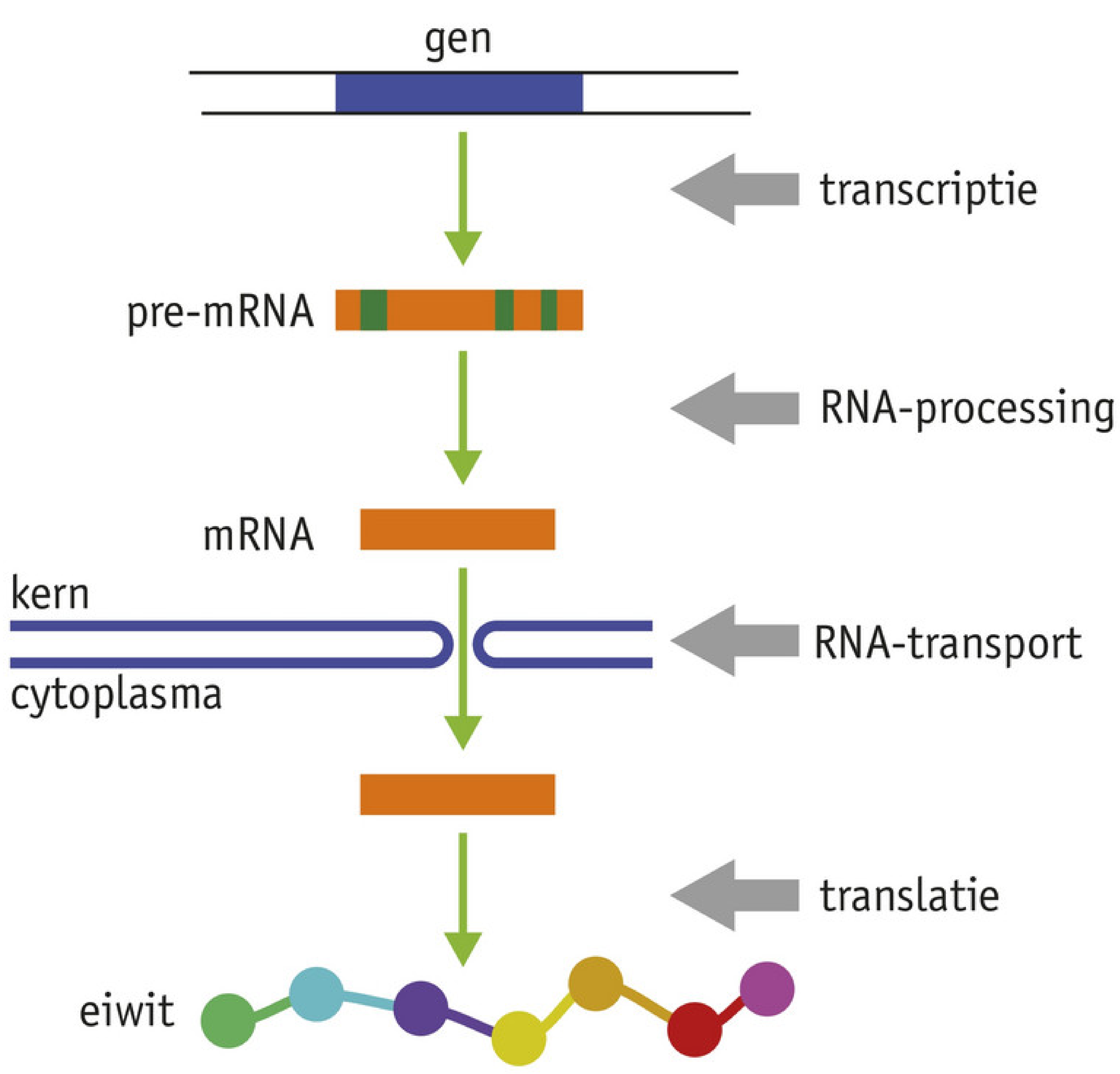
34 Bij de ontwikkeling van een kikkervisje tot volwassen kikker vindt apoptose plaats.

a Wat is het doel van apoptose bij het kikkervisje?

b Bij syndactylie zitten er bij een mens twee of meer vingers of tenen aan elkaar vast. Syndactylie ontstaat in de zesde tot achtste week van de embryonale ontwikkeling doordat er geen of te weinig apoptose plaatsvindt. In de meeste gevallen is alleen de huid vergroeid. Heel soms is ook het bot vergroeid. Syndactylie komt ook voor bij dolfijnen en walvissen. Leg uit dat syndactylie een voordeel is voor dolfijnen en walvissen.

Genregulatie bij volwassen organismen

Ook bij volwassen eukaryoten is de genexpressie afhankelijk van de functie van de cel en van de omstandigheden. De cel maakt hierdoor geen overbodige producten. In een menselijke cel komen op een willekeurig moment gemiddeld 3% tot 5% van de genen tot expressie.
Er zijn verschillende mechanismen voor genregulatie in eukaryoten. Alle stappen in de genexpressie kunnen worden gereguleerd (zie afbeelding 55), maar het belangrijkste controlepunt is het wel of niet laten plaatsvinden van RNA-transcriptie.

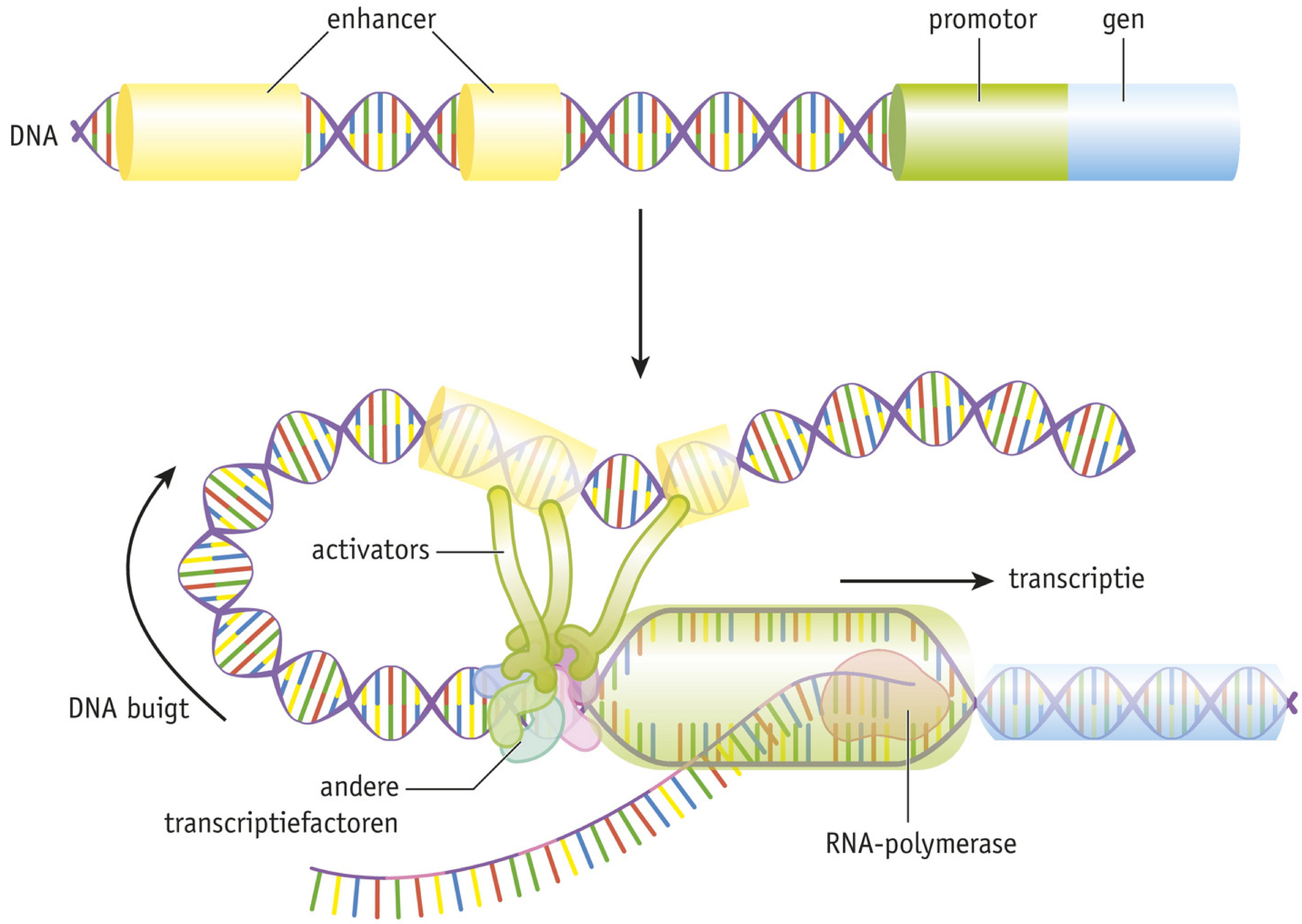


▶ **Afb. 55** Mogelijkheden voor genregulatie bij de eiwitsynthese.

Bij eukaryoten heeft RNA-polymerase de hulp van transcriptiefactoren nodig om de transcriptie te kunnen beginnen. Er bestaan vele soorten transcriptiefactoren, waaronder activators en repressors. **Activators** binden aan een specifieke DNA-sequentie. Deze sequenties heten **enhancers**. Ze liggen vaak ver van het gen dat ze reguleren vandaan. Zodra de activators zijn gebonden aan de enhancers, buigt het DNA en kunnen andere transcriptiefactoren en RNA-polymerase binden aan de promotor. Wanneer het complex compleet is, kan RNA-polymerase beginnen met transcriptie (zie afbeelding 56). Wanneer repressors binden aan bepaalde sequenties in het DNA, blokkeren zij daardoor de transcriptie.

Door DNA compact te maken, kunnen transcriptiefactoren en RNA-polymerase niet binden aan het DNA. Hierdoor wordt de genexpressie geblokkeerd en staat het gen uit. Bepaalde stoffen kunnen de histonen ertoe aanzetten om het DNA steviger of juist losser te binden. Dat bepaalt de mate waarin het DNA is af te lezen. In afbeelding 30 en 37 kan transcriptie plaatsvinden doordat het DNA daar losser is gebonden.

Afb. 56 Een voorbeeld van de aanvang van transcriptie bij eukaryoten.



DNA-METHYLERING

Soms is DNA op bepaalde plaatsen niet meer af te lezen doordat er methylgroepen aan de stikstofbasen in het DNA zijn gebonden (meestal aan cytosine). Dit noem je **DNA-methylering**. De volgorde van de nucleotiden verandert hierdoor niet, maar genen kunnen hierdoor worden aan- of uitgezet. Wanneer bij een organisme bepaalde genen zijn gemethyleerd, wordt bij elke celdeling de nieuwe DNA-streng die na replicatie is ontstaan, ook gemethyleerd. Op deze manier kunnen methyleringspatronen zelfs worden doorgegeven aan het nageslacht.
De wetenschap van de **epigenetica** houdt zich bezig met het bestuderen van omkeerbare veranderingen in de activiteit van genen, die niet het gevolg zijn van veranderingen in de nucleotidevolgorde van het DNA. Voorbeelden hiervan zijn het steviger of losser binden van DNA door histoneiwitten en DNA-methylering.

De nucleotidevolgorde van het DNA bepaalt welke eiwitten een gen aanmaakt. De activiteit van een gen wordt beïnvloed door de celfunctie en de omstandigheden. Door genen aan of uit te zetten, kunnen organismen zich snel aanpassen aan de omstandigheden en dat levert een evolutionair voordeel op. Wanneer een gen voor langere tijd aan of uit staat, wordt dit een verworven eigenschap. Het gen blijft dan aan of uit staan. Bij DNA-replicatie wordt deze toestand doorgegeven aan dochtercellen en bij voortplanting aan de nakomelingen.

GENREGULATIE DOOR ALTERNATIEVE SPLICING

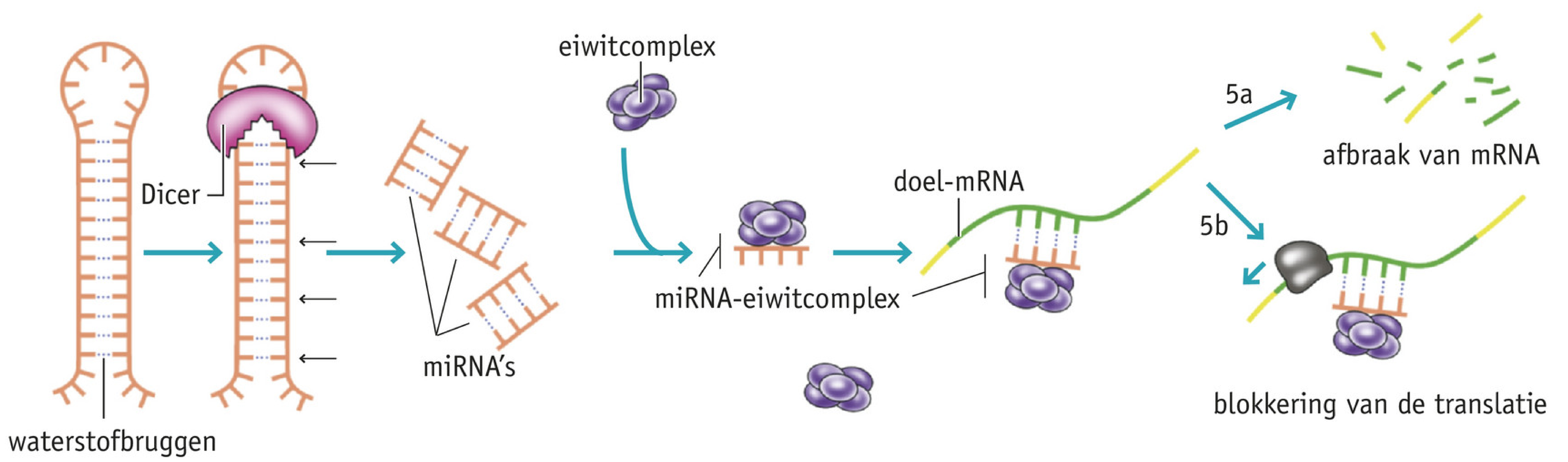
Genregulatie is ook mogelijk door RNA-processing. Door verschillende mogelijkheden voor splicing van een pre-mRNA-molecuul, kunnen verschillende mRNA-moleculen worden gevormd. Hierdoor kan één gen coderen voor verschillende eiwitten. Welk eiwit er wordt gesynthetiseerd, hangt af van de functie van de cel en van de omgevingsfactoren.

RNA-interferentie (RNAi)

Genregulatie kan plaatsvinden door translatie te voorkomen, zodat er geen eiwit kan worden gesynthetiseerd. Een kort type RNA, **micro-RNA** (**miRNA**), remt de expressie van genen door het afbreken of blokkeren van mRNA-moleculen zodat geen translatie kan plaatsvinden. Dit proces heet **RNA-interferentie** of **RNAi** (zie afbeelding 57).

Het miRNA wordt gevormd uit een langere RNA-keten en heeft twee complementaire nucleotidesequenties. Deze gedeelten vormen met waterstofbruggen een dubbelstrengs lus. Het enzym Dicer knipt de dubbelstrengs RNA-keten in korte stukjes miRNA. Een van de strengen van het miRNA wordt afgebroken. De andere streng is complementair aan een sequentie in een mRNA-molecuul. Dit is het doel-mRNA. Het enkelstrengs miRNA bindt eerst aan een eiwitcomplex. Het miRNA-eiwitcomplex bindt vervolgens aan het doel-mRNA (zie afbeelding 57.4). Door de binding kan translatie van het doel-mRNA worden geblokkeerd of kan het doel-mRNA worden afgebroken doordat het in stukken wordt geknipt. Op deze manier kan miRNA de concentratie van bepaalde eiwitten in de cel bepalen.

Afb. 57 RNA-interferentie (schematisch).



1 RNA

2 Het enzym Dicer knipt korte miRNA's.

3 Een van de strengen van het miRNA bindt aan een eiwitcomplex.

4 Het 'miRNA-eiwitcomplex' bindt aan een specifiek doel-mRNA.

5a Het doel-mRNA wordt in stukken geknipt.

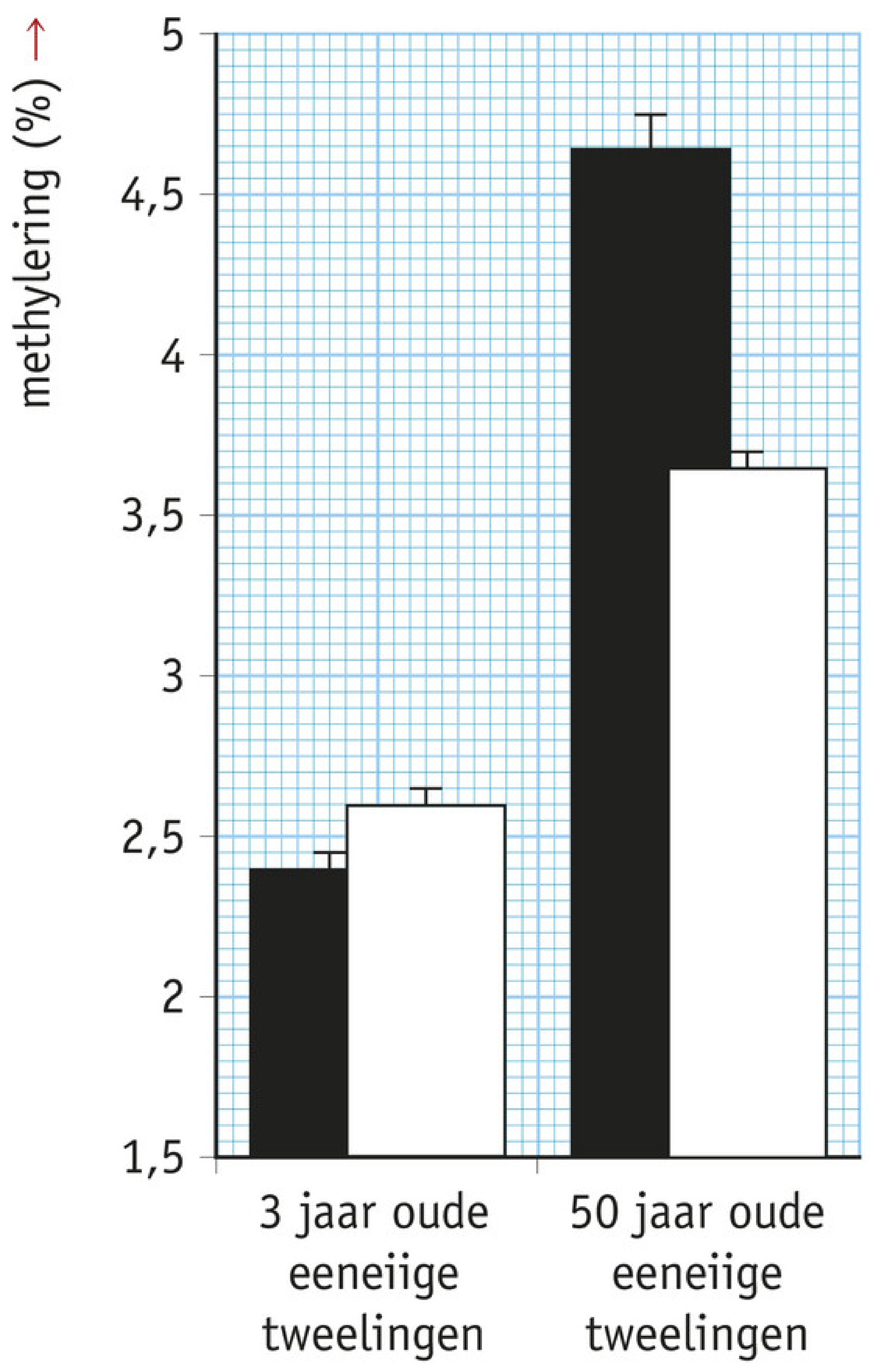
5b Translatie van het doel-mRNA wordt voorkomen.

opdrachten

35 a Hoe kunnen zenuwcellen en huidcellen zich met behulp van transcriptiefactoren zo verschillend hebben ontwikkeld, terwijl in deze cellen hetzelfde DNA aanwezig is?

b Een van de oorzaken van geheugenproblemen bij de ziekte van Alzheimer is dat zenuwcellen hun activiteit verliezen. Men onderzoekt nu de invloed van transcriptiefactoren op zenuwcellen die betrokken zijn bij de ziekte van Alzheimer. Het onderzoek heeft als doel de ziekte te stoppen of de ontwikkeling ervan af te remmen.
Naar welk type transcriptiefactoren wordt gezocht?

▼ **Afb. 58** Het percentage DNA-methylering bij eeneiige tweelingen.



36 a Op welke manier kunnen epigenetisch verworven eigenschappen een evolutionair voordeel opleveren?

b In stresssituaties produceert de bijnierschors meer van het hormoon cortisol (stresshormoon). Wanneer zwangere vrouwen gedurende langere tijd worden blootgesteld aan stress, wordt later bij hun kinderen vaak een verhoogd cortisolgehalte gemeten. Leg dat uit.

c De erfelijke informatie in de genen is vastgelegd in de nucleotidevolgorde van het DNA. Veranderingen in deze volgorde zijn onomkeerbaar. Epigenetisch verworven eigenschappen kunnen wel veranderen door invloeden van buitenaf. Toch is er een belangrijke overeenkomst tussen genen en epigenetisch verworven eigenschappen.
Welke overeenkomst is dat?

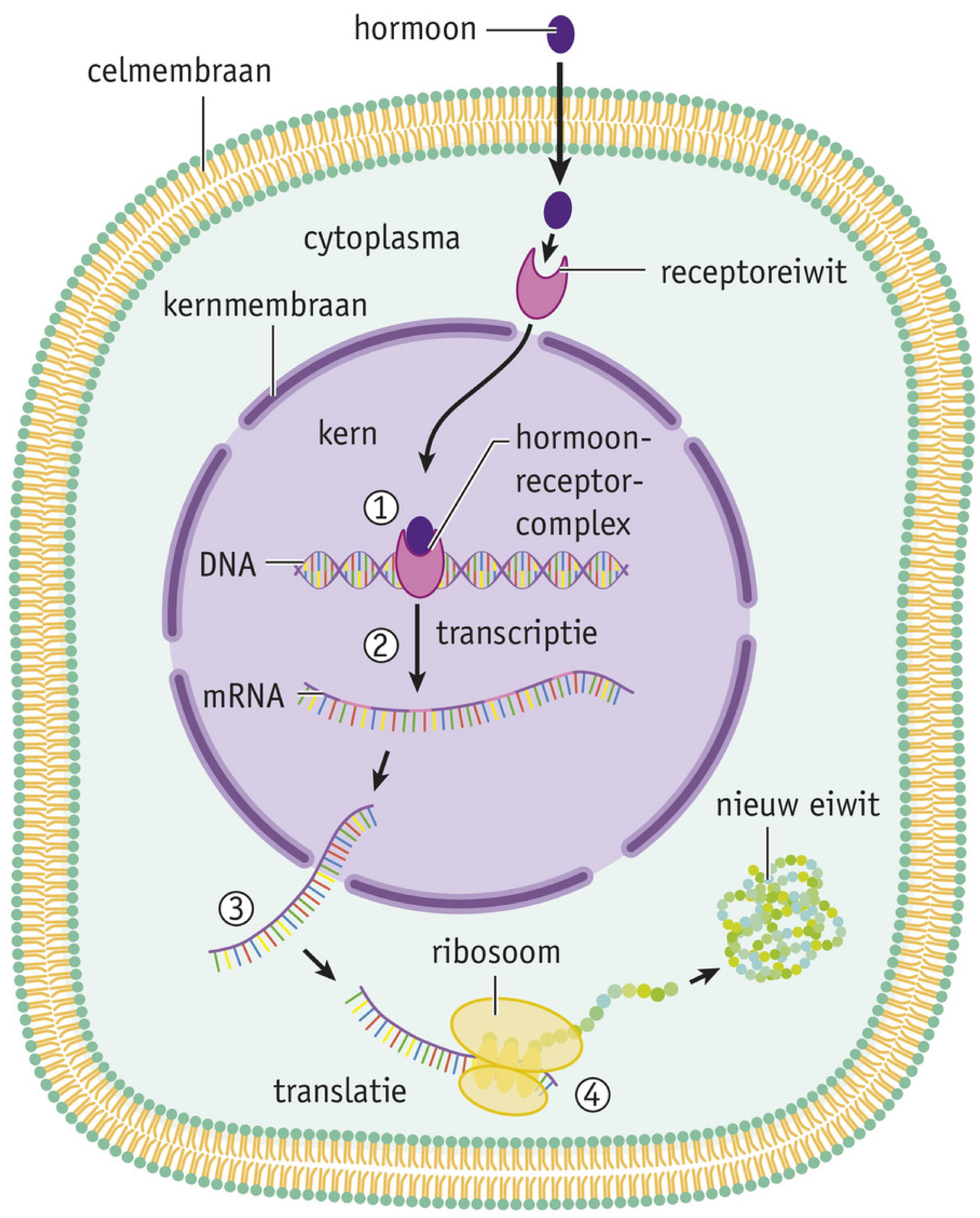
d Eeneiige tweelingen zijn genetisch identiek.
Verklaar waarom één persoon van een eeneiige tweeling soms een bepaalde aandoening heeft, zoals schizofrenie, en de andere niet. Maak gebruik van de informatie in afbeelding 58.

37 Sommige hormonen beïnvloeden cellen door genregulatie. In afbeelding 59.1 zie je de reeks van processen die volgen op de vorming van een hormoonreceptorcomplex.

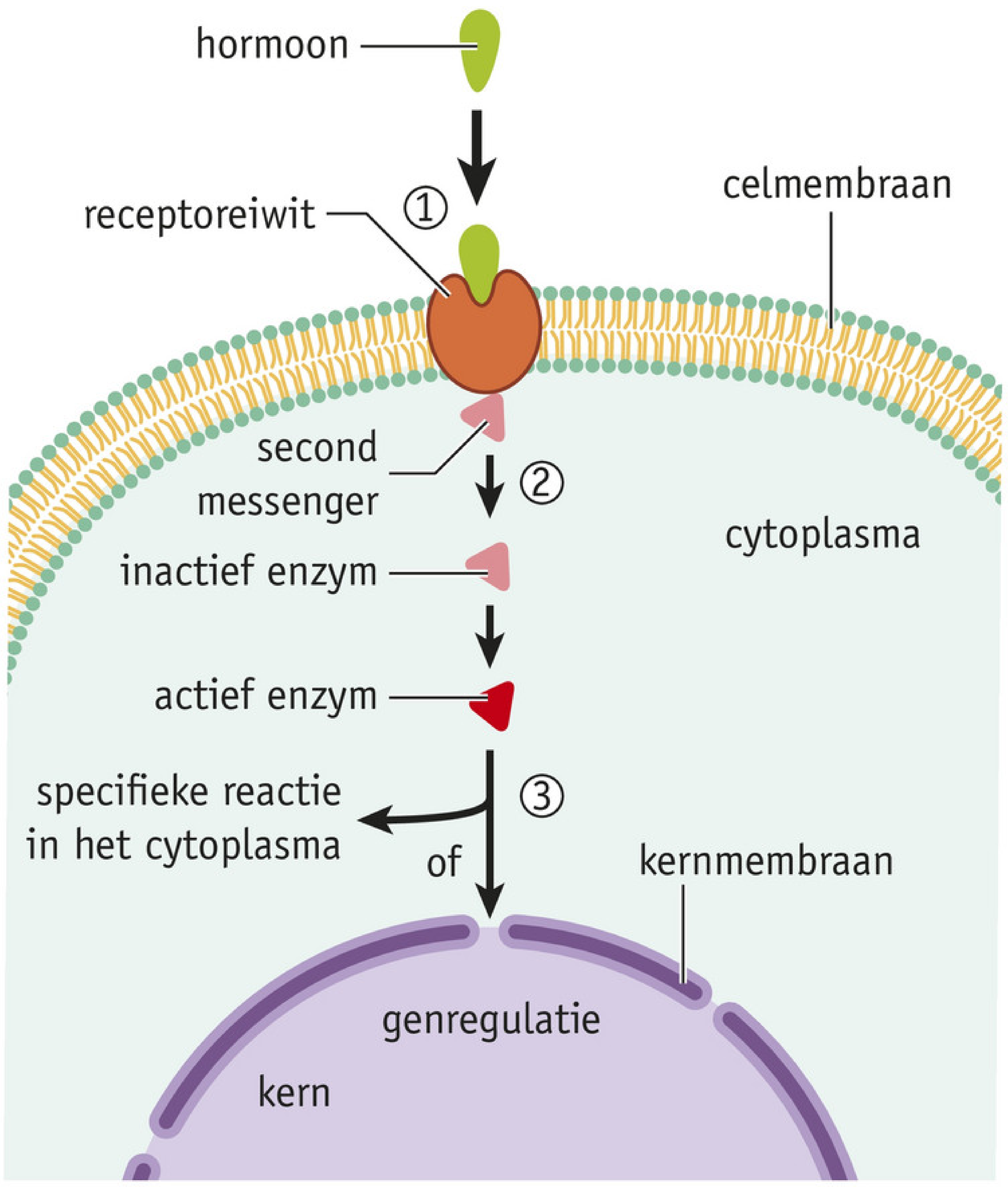
a Geef een korte beschrijving van de vier processen of de naam van de vier processen.

b Geef een korte beschrijving van proces 1, 2 en 3 in afbeelding 59.2.

▼ **Afb. 59** Transcriptie bij eukaryoten (schematisch).



1

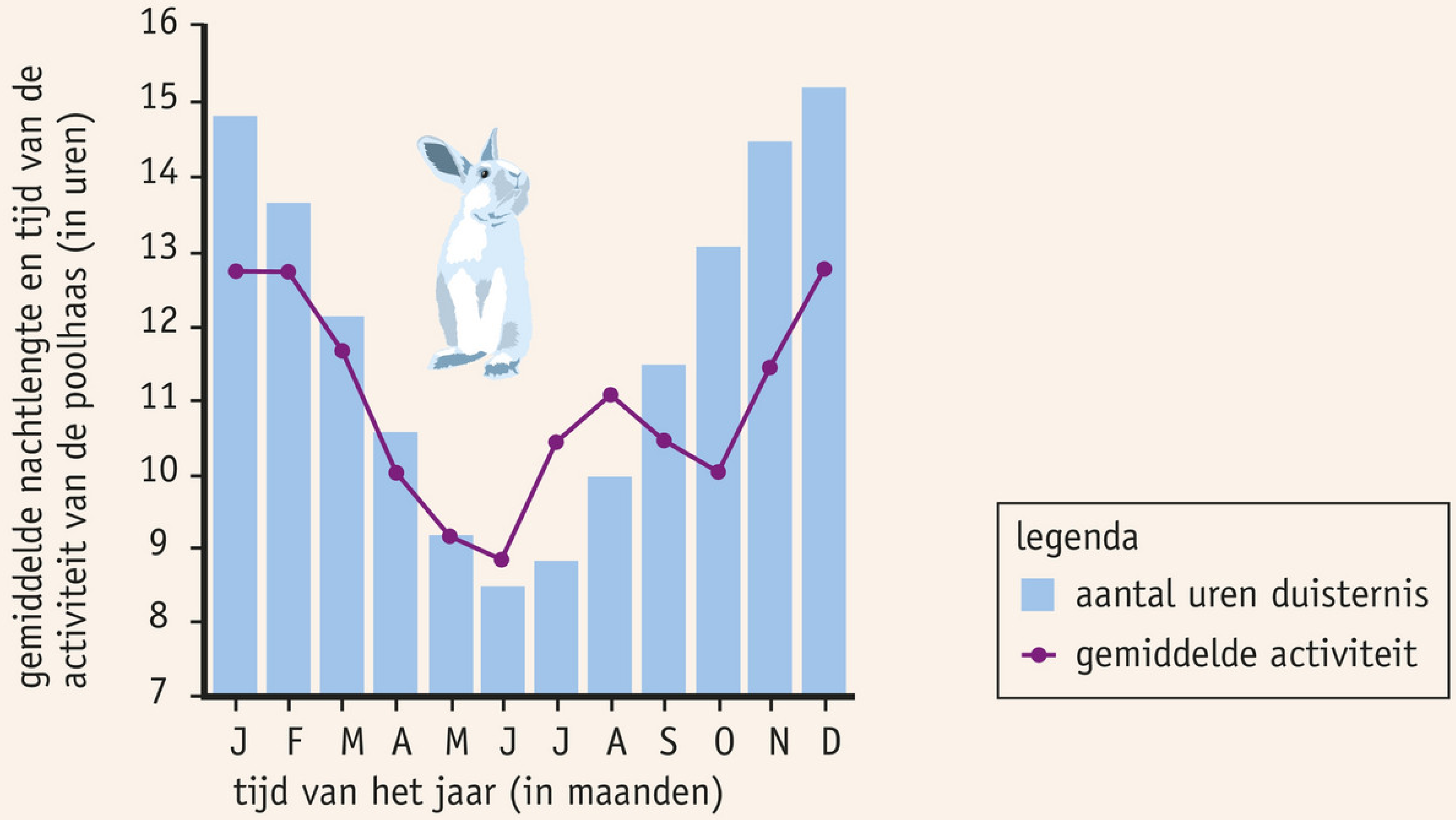


2

CONTEXT Leefwereld

Verandering van vachtkleur

IJsberen en sneeuwuilen hebben het hele jaar door een witte vacht. Poolhazen, hermelijnen, lemmingen en poolvossen hebben een witte wintervacht en een bruine zomervacht. Deze pooldieren hebben genen die ervoor zorgen dat de vachtkleur wordt aangepast aan het seizoen en dat gebeurt onder invloed van de hoeveelheid licht.
Behalve staafjes en kegeltjes bevat het netvlies bij zoogdieren lichtreceptoren met het lichtgevoelige pigment melanopsine. Door licht wordt melanopsine in de lichtreceptoren afgebroken en ontstaan impulsen die door neuronen worden doorgegeven aan cellen in de hypothalamus. Deze cellen maken het hormoon melatonine aan dat de productie van het pigment melanine in de vacht stimuleert.



▶ **Afb. 60** De relatie tussen duisternis en activiteit van de poolhaas.

opdracht

38 Bekijk in afbeelding 60 wanneer een poolhaas de meeste activiteit vertoont.

a Welke conclusie kun je hieruit trekken over de leefwijze van een poolhaas?

b Een melanocyt is een bepaald type huidcel. Wanneer melatonine bindt aan een receptor in het membraan van een melanocyt, wordt een cascade van reacties in gang gezet waardoor het tyrosinase gen tot expressie komt. Tyrosinase zet vervolgens het aminozuur tyrosine in het cytoplasma om in dopaquinone. Afhankelijk van de genetische instructies van een organisme wordt dan een zwart pigment (eumelanine) of rood pigment (feomelanine) geproduceerd.
Leg uit hoe een witte vacht bij poolhazen in de winter ontstaat.

c Spelen second messengers een rol in de signaalcascade voor de productie van melanine? Leg je antwoord uit.

d Voor een wetenschappelijk onderzoek werd de genexpressie van 14 568 genen in een witte vacht van de poolhaas vergeleken met de genexpressie van deze genen in een bruine vacht. In een witte vacht komen 480 genen meer tot expressie en 259 genen minder.
Hoe kun je meten of en hoe vaak er transcriptie heeft plaatsgevonden langs deze genen?

e De opwarming van de aarde kan de overlevingskans van de poolhaas verkleinen. Leg dat uit.

Leerdoel
– Je kunt de verschillende typen en uitwerkingen van mutaties beschrijven.

6 Genetische variatie

Mutaties kunnen de gewoonten van een organisme sterk veranderen. Zo hebben panda's door een mutatie hun smaak voor vlees verloren en zijn ze bamboe gaan eten. Maar wat verdween er eerst: het vlees of de smaak voor vlees?

MUTATIES

Tijdens de replicatie van DNA ontstaan regelmatig fouten, waardoor een verandering in de nucleotidevolgorde ontstaat. Ook kunnen de chromosomen van één paar tijdens de meiose stukken DNA uitwisselen. Of ze gaan niet uit elkaar waardoor een geslachtscel een chromosoom te weinig bevat of een chromosoom te veel. Dit soort veranderingen in het DNA van een cel noem je **mutaties**.
Er zijn verschillende typen mutaties. Zo kan het aantal nucleotiden dat betrokken is bij mutaties verschillen. Het kan gaan om één nucleotidepaar, enkele nucleotideparen, een lange sequentie van DNA of een heel chromosoom. Bij sommige mutaties is er sprake van vervanging van nucleotiden door andere nucleotiden. Dit heet **substitutie**. Bij andere mutaties worden nucleotiden uit het DNA verwijderd (**deletie**) of worden nucleotiden aan het DNA toegevoegd (**insertie**).
Veel mutaties hebben afwijkingen tot gevolg en kunnen voor een individu nadelig zijn. Maar door mutaties neemt ook de genetische variatie in de nakomelingen toe. Hierdoor kan de overlevingskans van een populatie toenemen en heeft een populatie er voordeel van.

PUNTMUTATIES

Een **puntmutatie** is een verandering in één nucleotidepaar. Dit kan een substitutie zijn waarbij een nucleotidepaar wordt vervangen door een ander nucleotidepaar. Het kan ook een insertie of een deletie van een nucleotidepaar zijn.

opdrachten

39 In het DNA-molecuul van afbeelding 61.1 vindt substitutie van een nucleotide plaats (zie de gele arcering in afbeelding 61.2).
- **a** Wat wordt het nucleotide in de coderende streng?
- **b** Wat wordt de nucleotidesequentie van het codon?
- **c** Voor welk aminozuur codeert dit codon?
- **d** Wat gebeurt er met de nucleotidesequentie van de andere codons in het mRNA?
- **e** In het DNA-molecuul van afbeelding 61.3 vindt een andere substitutie van een nucleotide plaats.
 Wat wordt het nucleotide in de template-streng?
- **f** Wat wordt de nucleotidesequentie van het codon?
- **g** Voor welk aminozuur codeert dit codon?
- **h** Wat gebeurt er met de nucleotidesequentie van de andere codons in het mRNA?

40 In het DNA-molecuul van afbeelding 61.4 vindt een deletie van een nucleotide plaats.
- **a** Wat gebeurt er met de nucleotidesequentie van het DNA?
- **b** Wat gebeurt er met de nucleotidesequentie van de codons in het mRNA?
- **c** Voor welke aminozuren coderen de codons na de mutatie achtereenvolgens?

41 In het DNA-molecuul van afbeelding 61.5 vindt een insertie van een nucleotide plaats.

a Wat wordt het nucleotide in de coderende streng?

b Wat gebeurt er met de nucleotidesequentie van het DNA?

c Wat gebeurt er met de nucleotidesequentie van de codons in het mRNA?

d Voor welke aminozuren coderen de codons na de mutatie achtereenvolgens?

42 a Welke typen puntmutaties hebben altijd grote gevolgen voor het eiwit dat ontstaat? Leg je antwoord uit.

b Soms kan bij een puntmutatie ook door substitutie de aminozuurvolgorde van een eiwit sterk veranderen. Leg dat uit.

c Stel dat bij een puntmutatie substitutie plaatsvindt in een nucleotide waardoor een stopcodon verandert in een codon.
Wat zal dit dan voor gevolg hebben voor het eiwit dat ontstaat?

Afb. 61

1

3′ G–A–G–C–C –T–A–C–G–G–C–G–C–T–T–T–A – A–C–C–C–A–C–G–G–A–T–G–G–A–T–T –C–A–A –T–G–G 5′ DNA
5′ C–T–C–G–G –A–T–G –C–C–G–C–G–A–A–A–T – T–G–G–G–T–G–C–C–T–A–C–C–T–A–A –G–T–T –A–C–C 3′
5′ C–U–C–G–G –A–U–G–C–C–G–C–G–A–A–A–U–U–G–G–G–U–G–C–C–U–A–C–C–U–A–A–G–U–U–A–C–C 3′ mRNA
Met – Pro – Arg – Asn – Trp – Val – Pro – Thr – stop eiwit

2

3′ G–A–G–C–C –T–A–C–G–A–C–G–C–T–T–T–A – A–C–C–C–A–C–G–G–A–T–G–G–A–T–T –C–A–A –T–G–G 5′ DNA
5′ C–T–C–G–G –A–T–G –C–...–G–C–G–A–A–A–T – T–G–G–G–T–G–C–C–T–A–C–C–T–A–A –G–T–T –A–C–C 3′
5′ C–U–C–G–G –A–U–G–C–...–G–C–G–A–A–A–U–U–G–G–G–U–G–C–C–U–A–C–C–U–A–A–G–U–U–A–C–C 3′ mRNA
Met – ... – Arg – Asn – Trp – Val – Pro – Thr – stop eiwit

3

3′ G–A–G–C–C –T–A–C–G–G–...–G–C–T–T–T–A – A–C–C–C–A–C–G–G–A–T–G–G–A–T–T –C–A–A –T–G–G 5′ DNA
5′ C–T–C–G–G –A–T–G –C–C–T–C–G–A–A–A–T – T–G–G–G–T–G–C–C–T–A–C–C–T–A–A –G–T–T –A–C–C 3′
5′ C–U–C–G–G –A–U–G–C–C–...–C–G–A–A–A–U–U–G–G–G–U–G–C–C–U–A–C–C–U–A–A–G–U–U–A–C–C 3′ mRNA
Met – ... – Arg – Asn – Trp – Val – Pro – Thr – stop eiwit

4

3′ G–A–G–C–C–T–A–C–G– –C–G–C–T–T–T–A–A–C–C–C–A–C–G–G–A–T–G–G–A–T–T–C–A–A–T–G–G 5′ DNA
5′ C–T–C–G–G–A–T–G–C– –G–C–G–A–A–A–T–T–G–G–G–T–G–C–C–T–A–C–C–T–A–A–G–T–T–A–C–C 3′
5′ C–U–C–G–G–A–U–G–C– –G–C–G–A–A–A–U–U–G–G–G–U–G–C–C–U–A–C–C–U–A–A–G–U–U–A–C–C 3′ mRNA
Met – ... – ... – ... – ... – ... – ... – ... – ... – ... eiwit

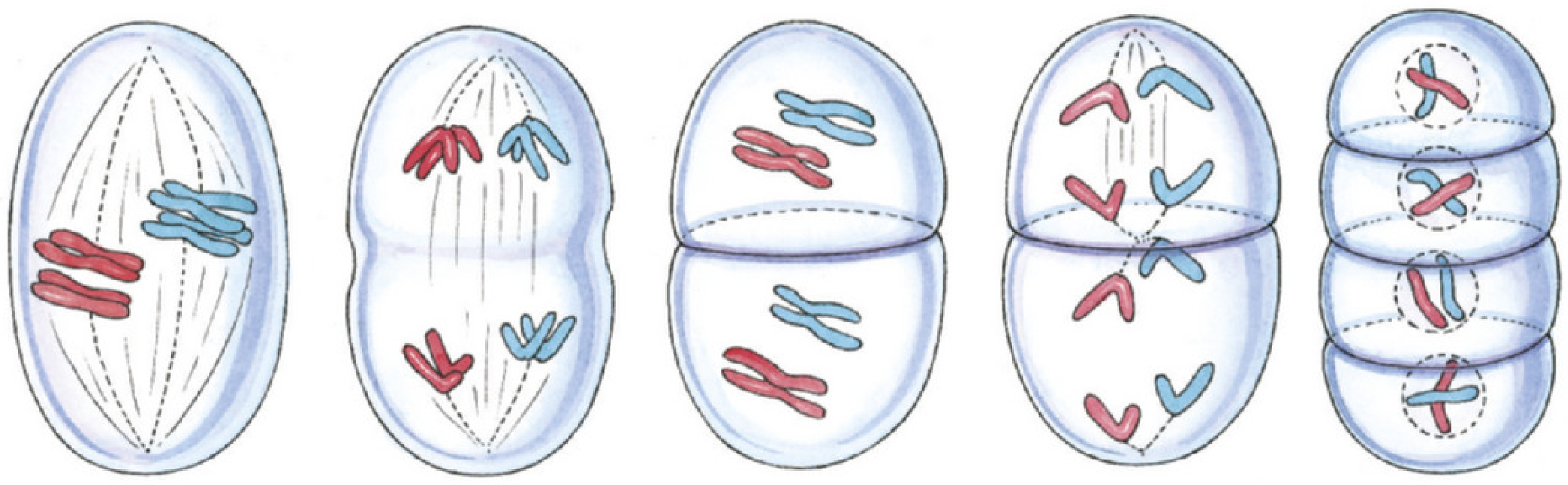
5

3′ G–A–G–C–C–T–A–C–G–T–G–C–G–C–T–T–T–A–A–C–C–C–A–C–G–G–A–T–G–G–A–T–T–C–A–A–T–G–G 5′ DNA
5′ C–T–C–G–G–A–T–G–C–...–C–G–C–G–A–A–A–T–T–G–G–G–T–G–C–C–T–A–C–C–T–A–A–G–T–T–A–C–C 3′
5′ C–U–C–G–G–A–U–G–C–...–C–G–C–G–A–A–A–U–U–G–G–G–U–G–C–C–U–A–C–C–U–A–A–G–U–U–A–C–C 3′ mRNA
Met – ... – ... – ... – ... – ... – ... – ... – ... – ... eiwit

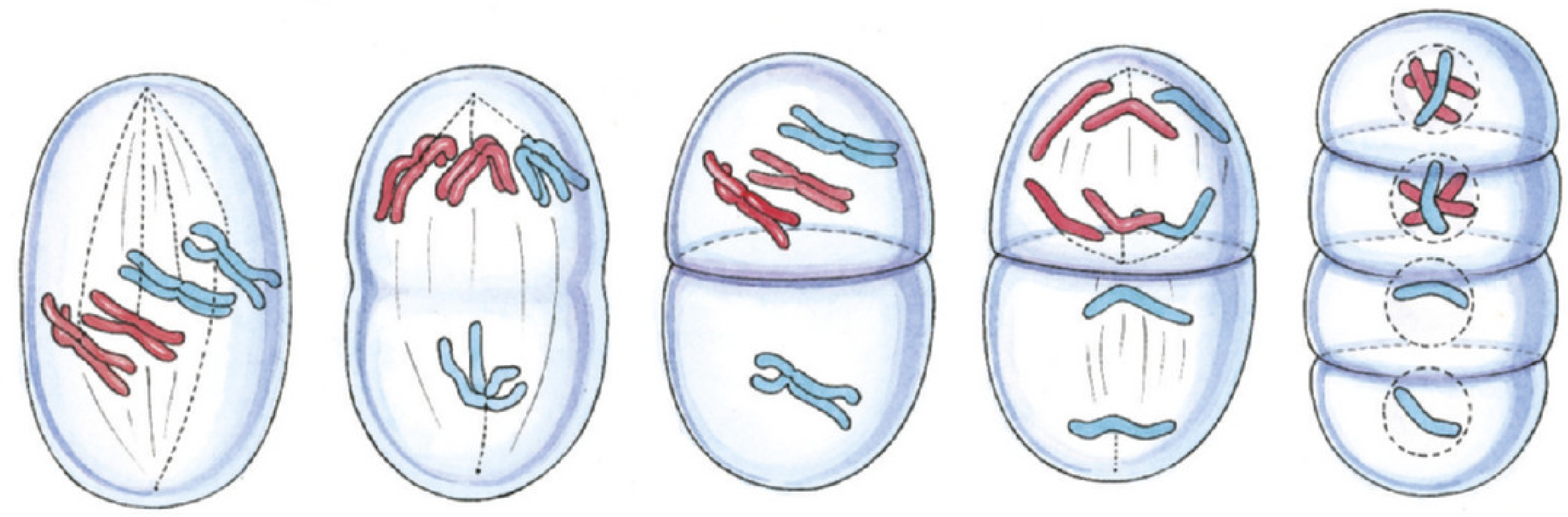
GENOOMMUTATIES

Bij **genoommutaties** verandert het aantal chromosomen in een cel. Genoommutaties kunnen optreden doordat tijdens meiose I een paar homologe chromosomen bij elkaar blijft. Beide chromosomen gaan naar dezelfde pool en komen samen in een van de dochtercellen terecht. Dit heet **non-disjunctie** (zie afbeelding 62.2). Ook tijdens meiose II kan non-disjunctie optreden. In dat geval gaan de beide chromatiden van een chromosoom niet uit elkaar (zie afbeelding 62.3). Door non-disjunctie ontstaan geslachtscellen waarin één chromosoom dubbel voorkomt en geslachtscellen waarin één chromosoom ontbreekt.

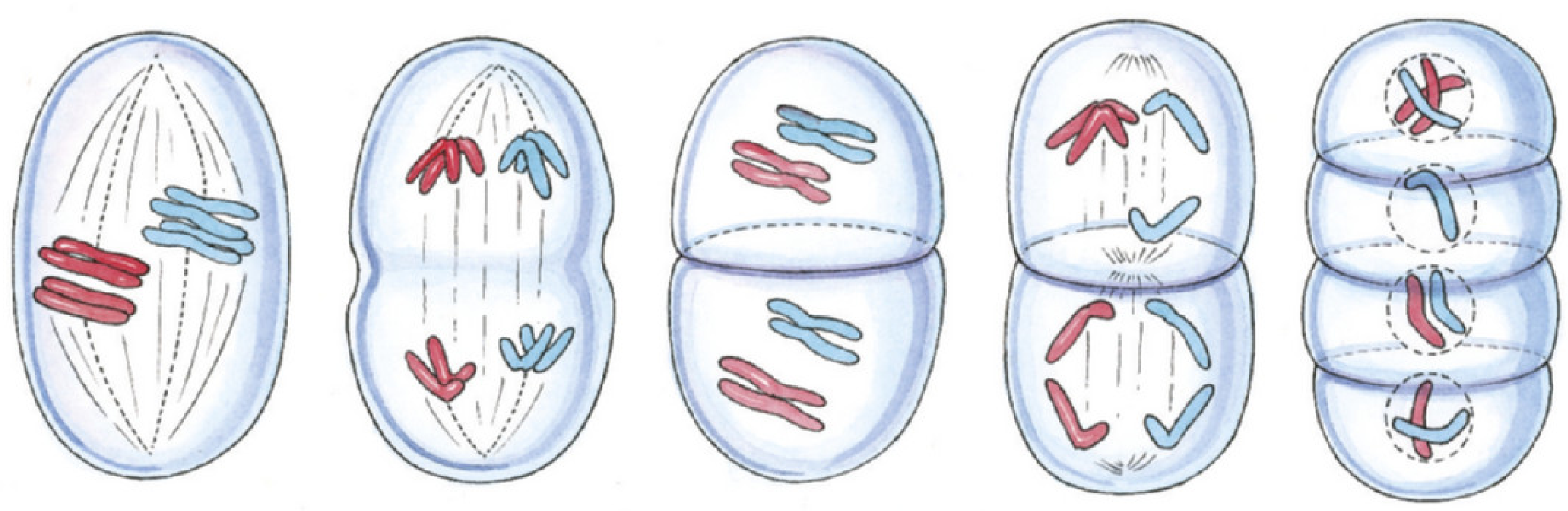
Afb. 62 Meiose (er zijn steeds maar twee chromosomen getekend).



1 normaal verloop



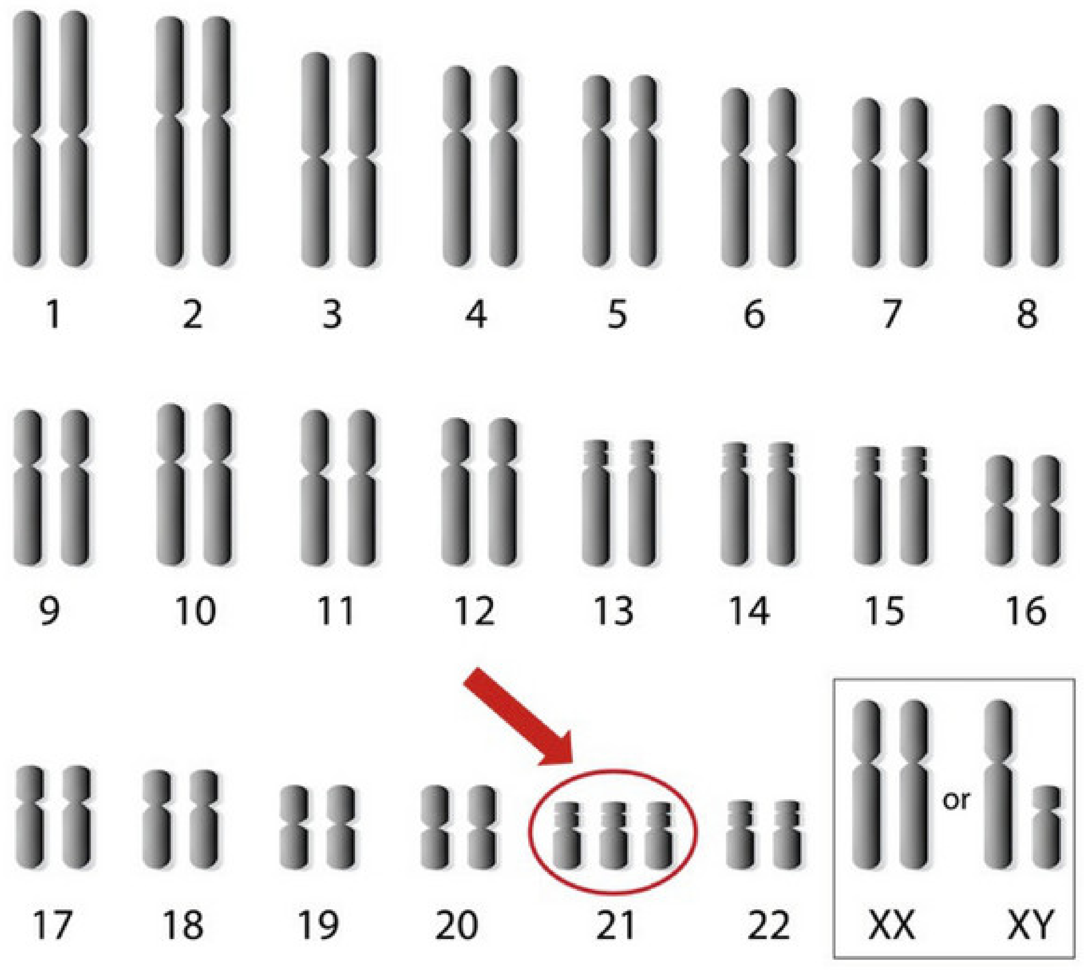
2 non-disjunctie tijdens meiose I



3 non-disjunctie tijdens meiose II

Na bevruchting met een geslachtscel met een afwijkend chromosomenaantal ontstaat een zygote met één chromosoom te veel of één chromosoom te weinig. Meestal is de zygote dan niet levensvatbaar.

Afb. 63 Karyogram van een persoon met het syndroom van Down.



Bij het syndroom van Down komt het eenentwintigste chromosoom in drievoud voor in de celkern (zie afbeelding 63). Dit wordt ook wel aangeduid als **trisomie-21**. Het afwijkende chromosomenaantal veroorzaakt een kenmerkend uiterlijk en vaak een achterstand in de geestelijke ontwikkeling.

Oorzaken van mutaties

Mutaties kunnen spontaan plaatsvinden, maar door blootstelling aan **mutagene straling** (zoals radioactieve straling, röntgenstraling of ultraviolette straling), **mutagene stoffen** (zoals stoffen in sigarettenrook en asbest) of aan virussen, komen ze vaker voor. Deze mutagene invloeden verhogen de frequentie waarmee mutaties plaatsvinden.

Het DNA-repairsysteem

In een celkern zijn continu enzymen werkzaam die beschadigingen opsporen en repareren. Ze zijn onderdeel van het **DNA-repairsysteem**. Tijdens de DNA-replicatie worden verkeerd ingebouwde of kapotte nucleotiden in een DNA-streng opgemerkt door het enzym DNA-polymerase. Deze nucleotiden worden uit de DNA-streng geknipt door het enzym **nuclease**. Vervolgens zorgt DNA-polymerase ervoor dat de juiste nucleotiden worden ingebouwd. Het uiteinde van het nieuwe stukje DNA wordt door ligase vastgeplakt aan het oude DNA.
Doordat wijzigingen in het DNA onmiddellijk worden gecorrigeerd, zijn de meeste tijdelijk. Maar als DNA-replicatie plaatsvindt voordat de reparerende enzymen hun werk hebben voltooid, zullen de dochtercellen dezelfde DNA-schade hebben. Daarom zorgt het **suppressorgen** ervoor dat de celcyclus stil komt te liggen. Door expressie van het suppressorgen worden eiwitten gemaakt die voorkomen dat een cel zich deelt voordat de DNA-reparatie is afgerond en kan eerst de schade worden hersteld. De eiwitten zorgen er ook voor dat een cel met te veel of onherstelbare DNA-schade overgaat tot apoptose.

De effecten van mutaties

Afhankelijk van het effect dat mutaties hebben, kunnen ze neutraal, negatief of positief zijn. Neutrale mutaties veranderen het genotype maar hebben geen invloed op het fenotype. Negatieve en positieve mutaties hebben wel invloed op het fenotype. Een mutatie treedt op in één van de twee homologe chromosomen. Het andere chromosoom bevat dus nog een intact allel en codeert nog voor een ongewijzigd, werkzaam eiwit. De meeste allelen met een mutatie zijn daardoor recessief.
Sommige mutaties hebben tot gevolg dat het eiwit waarvoor het gemuteerde gen codeert, een ander aminozuur bevat dan het oorspronkelijke eiwit. Dit hoeft nog geen merkbare gevolgen te hebben, bijvoorbeeld doordat de werking van het eiwit niet verandert.
Het effect van mutaties hangt af van het type cel waarin de mutatie plaatsvindt en van de aard van de mutatie. Wanneer een mutatie optreedt in een cel waaruit een nakomeling ontstaat, bijvoorbeeld een geslachtscel, kan dat grote gevolgen hebben. Alle cellen van de nakomeling bevatten dan deze mutatie.
Het effect van mutaties in lichaamscellen is vaak gering en deze mutaties zijn bovendien niet erfelijk. Mutaties in lichaamscellen kunnen echter ook leiden tot kanker.

HET ONTSTAAN VAN KANKER

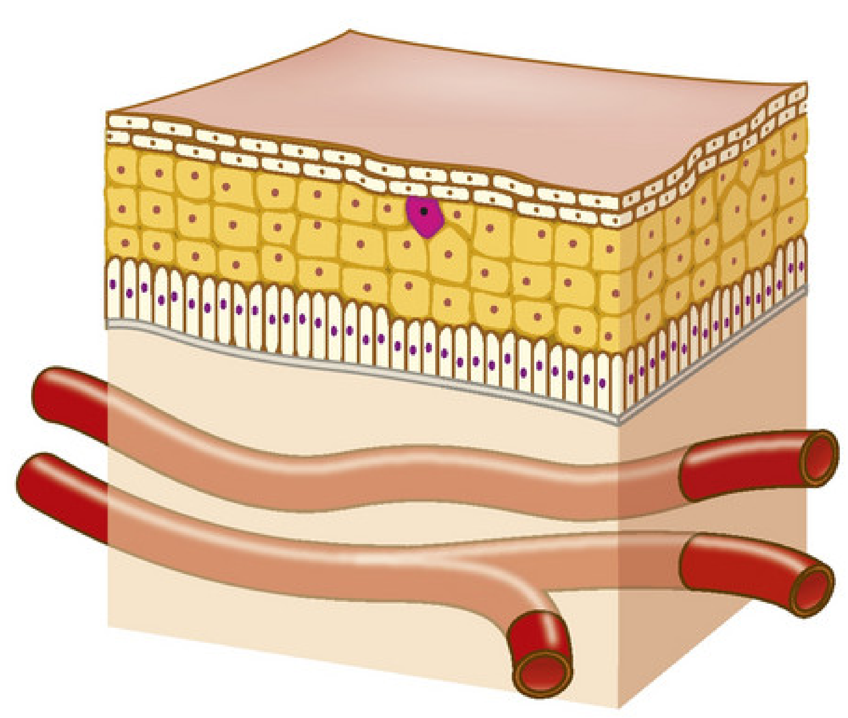
Suppressorgenen en proto-oncogenen reguleren de celdeling van lichaamscellen. Door een mutatie in een suppressorgen is er geen rem meer op de celcyclus waardoor schade aan het DNA niet meer wordt hersteld voordat de cel zich deelt. De dochtercellen hebben dan dezelfde DNA-schade. En cellen met te veel of onherstelbare DNA-schade zullen niet meer overgaan tot apoptose. Zo komen er steeds meer cellen met DNA-schade bij en het DNA in deze cellen zal bovendien steeds verder beschadigd raken.

Proto-oncogenen coderen voor eiwitten die de celgroei en de celdifferentiatie stimuleren. Ze zijn vooral actief tijdens de embryonale ontwikkeling. Door een mutatie of door toename van de genexpressie kan een proto-oncogen veranderen in een **oncogen**. De extra genactiviteit van het oncogen leidt tot het abnormaal snel groeien en delen van de cel. Wanneer een suppressorgen er niet voor zorgt dat de cel overgaat tot apoptose, kan een gezwel (**tumor**) ontstaan.

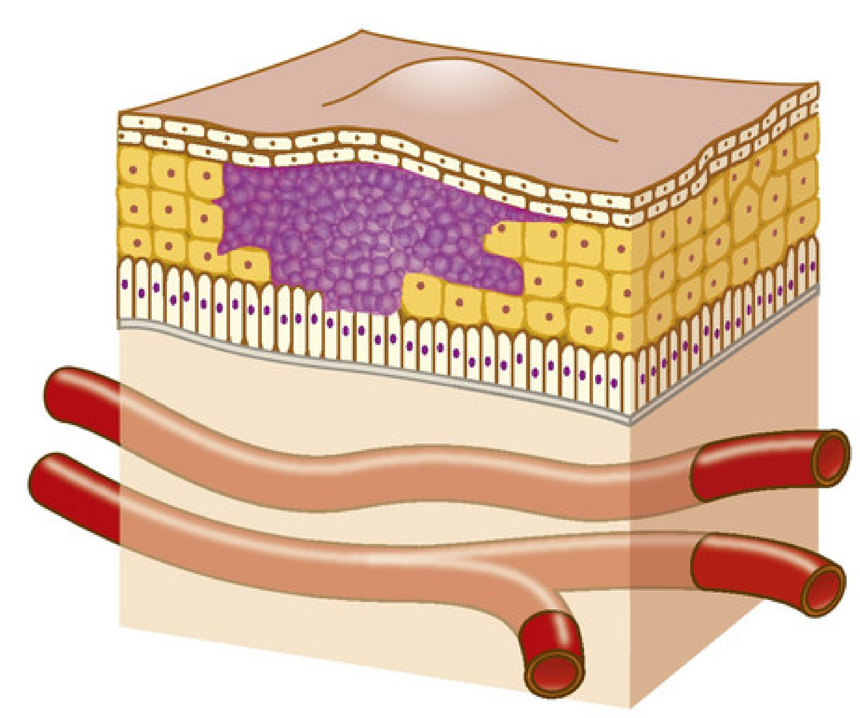
Sommige tumoren groeien langzaam. Wanneer zo'n tumor de bouw van het weefsel niet verstoort en er geen cellen loslaten die elders uitzaaiingen veroorzaken, noem je een tumor **goedaardig**. Als een goedaardige tumor klachten veroorzaakt, kan hij operatief worden verwijderd. Gewoonlijk komt de tumor daarna niet meer terug en is de patiënt genezen.

Bij kanker ontstaan **kwaadaardige tumoren**. Door mutaties is de cel ongevoelig geworden voor stoffen die de celdeling remmen. De delingssnelheid van de cellen is hierdoor bij een kwaadaardige tumor veel hoger dan bij een goedaardige tumor. De cellen hebben een afwijkende vorm en kunnen niet goed functioneren. Ook verstoren ze de bouw van de weefsels en worden er bloedvaten aangelegd naar de tumor om deze te voorzien van zuurstof en voedingsstoffen (zie afbeelding 64). Het eerste gezwel dat bij kanker ontstaat, noem je een primaire tumor. Wanneer cellen van de primaire tumor loslaten, komen ze via het bloed of de lymfe in andere organen terecht. Hier kunnen ze uitgroeien tot secundaire tumoren. De uitzaaiing van tumoren naar andere lichaamsdelen heet **metastase**.

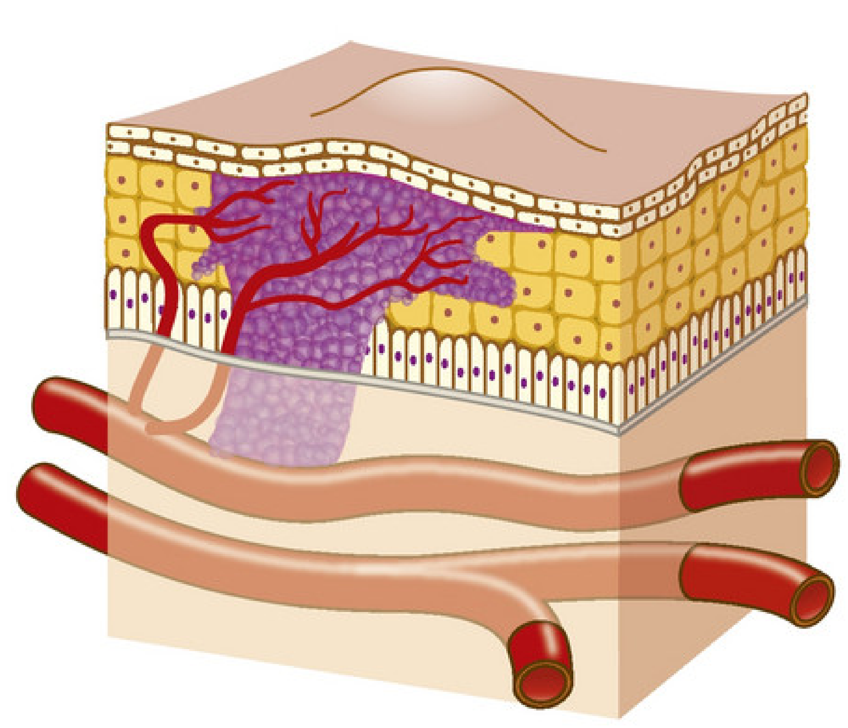
▶ **Afb. 64** Het ontstaan van kanker.



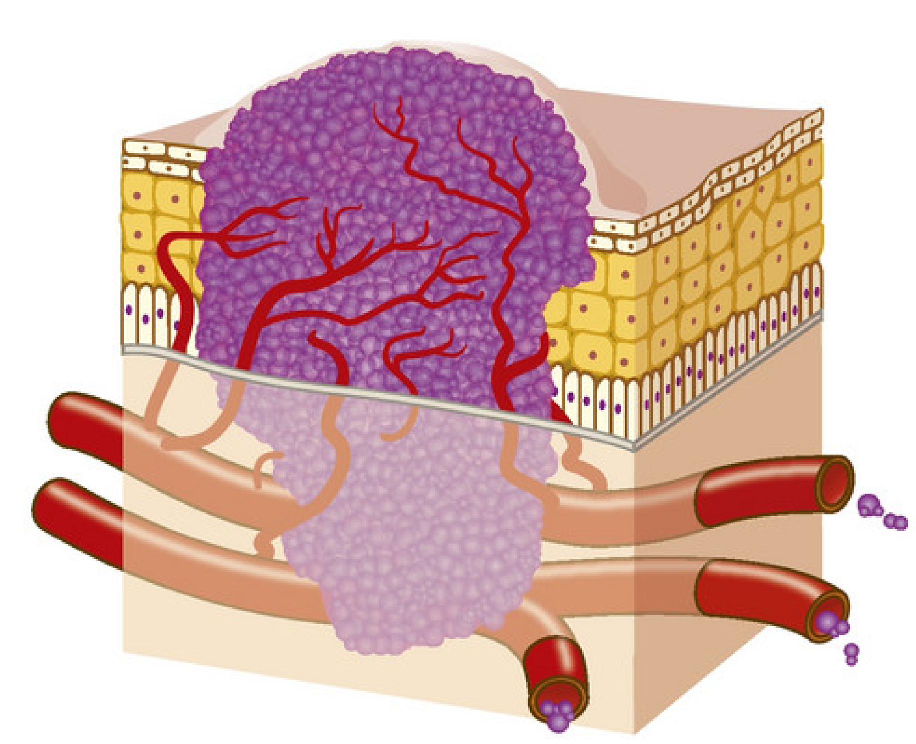
1 Bij één cel zijn mutaties opgetreden, waardoor de cel een tumorcel wordt.



2 De tumorcel deelt zich ongeremd.



3 Er is een primaire tumor ontstaan, waar bloedvaten naartoe zijn gegroeid.



4 Er vindt metastase plaats.

opdrachten

43 Het syndroom van Turner is een chromosomale afwijking waarbij vrouwen een X-chromosoom missen.
Vrouwen met het syndroom worden niet langer dan anderhalve meter, hebben gezwollen handen en voeten, een brede borstkas en hals, ver uit elkaar staande tepels en hebben last van hart- en nierproblemen. De voortplantingsorganen ontwikkelen zich alleen wanneer hormonen worden toegediend.

a Wat voor type mutatie is opgetreden bij mensen met het syndroom van Turner?

b Leg uit hoe de mutatie ontstaat en hoe een vrouw hierdoor een X-chromosoom kan missen.

44 Bij geringe celschade komt bij eukaryoten het suppressorgen p53 tot expressie. Het p53-eiwit dat daardoor wordt gemaakt, regelt de transcriptie en translatie van het p21-gen. Dit gen is verantwoordelijk voor de aanmaak van het p21-eiwit dat een binding aangaat met een eiwit dat normaal gesproken aanzet tot mitose. Dit eiwit wordt daardoor inactief. Hierdoor stopt de celdeling in de G1-fase zodat het DNA eerst kan worden hersteld. Wanneer de schade te groot is, zet het p53-eiwit de cel aan tot apoptose.
Het p53-eiwit regelt de transcriptie en translatie van het p21-gen.

a Hoe noem je een eiwit dat een gen aanzet tot expressie?

b Normaal gesproken veroorzaakt een mutatie in een proto-oncogen geen kanker.
Leg dit uit en geef aan welke rol het p53-eiwit hierbij heeft.

c Kanker kan alleen ontstaan als er mutaties in meerdere genen hebben plaatsgevonden, vooral in de genen die betrokken zijn bij de regulering van de celdeling. Het blijkt dat bij 80% van alle vormen van kanker een mutatie in het p53-gen voorkomt. Het p53-eiwit wordt daarom het meest in verband gebracht met tumorvorming.
Hoe kan een mutatie in het p53-gen leiden tot tumorvorming?

d Door mutatie wordt een p53-eiwit gesynthetiseerd dat zich verkeerd vouwt en daardoor zijn werk niet kan doen. Wetenschappers hebben een stof gevonden die ervoor zorgt dat het eiwit weer de juiste vorm aanneemt. Ze hopen hiermee een nieuwe therapie tegen kanker te kunnen ontwikkelen.
Waarop is deze therapie gebaseerd?

e Baarmoederhalskanker is een van de weinige vormen van kanker die bijna altijd wordt veroorzaakt door een virus. Dit virus heet het humaan papillomavirus (HPV) en beïnvloedt vooral de suppressorgenen p53 en pRb. Beide genen kunnen de celdeling onderdrukken.
Vrouwen die roken, hebben een grotere kans om baarmoederhalskanker te ontwikkelen. Leg dat uit.

45 Een primaire tumor kan operatief worden verwijderd of de tumorcellen kunnen (door radiotherapie) worden gedood. Na zo'n behandeling krijgt een patiënt vaak chemotherapie. Er worden dan stoffen aan de patiënt gegeven die de celdeling remmen.

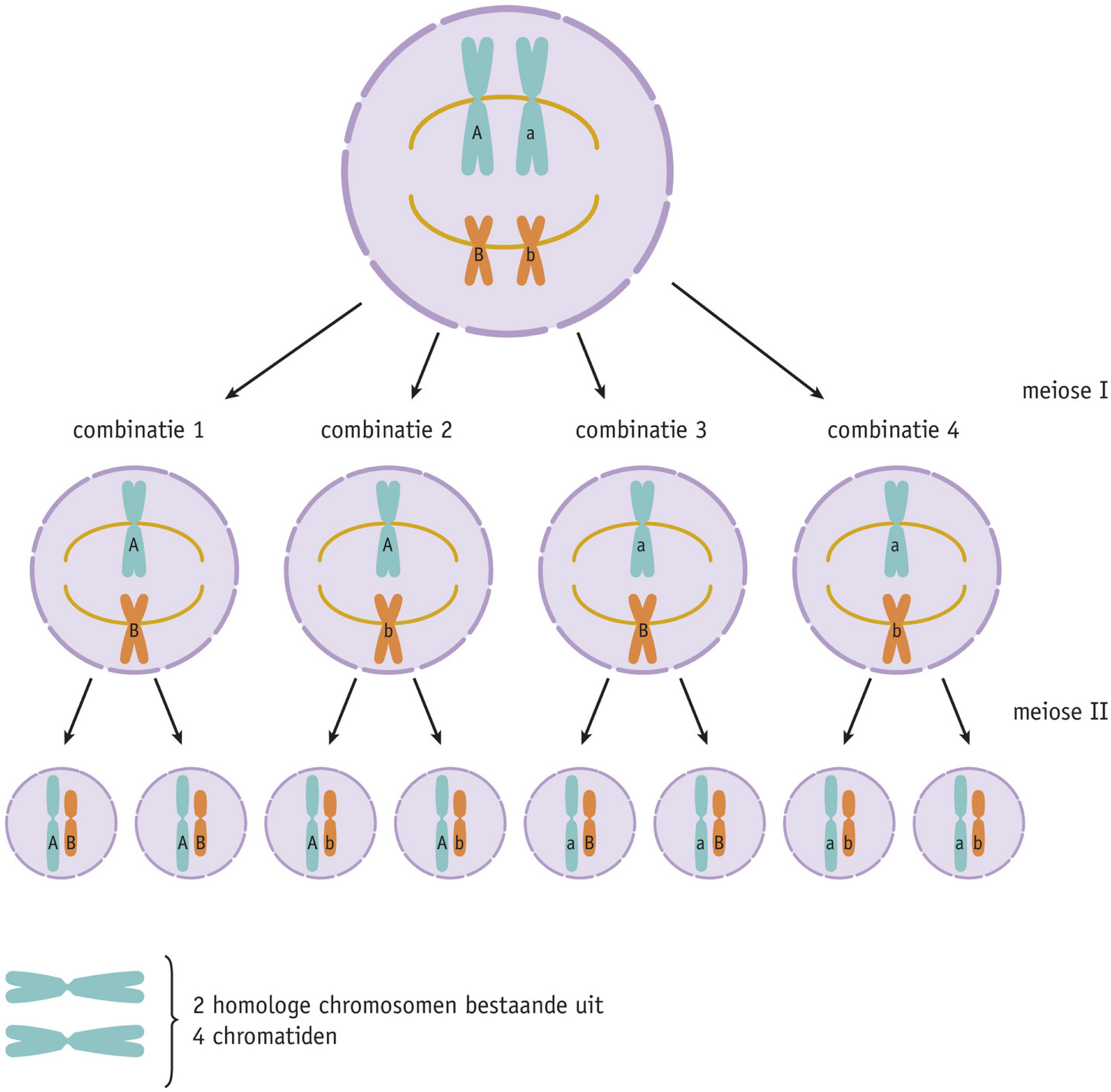
a Leg uit met welke reden dit gebeurt.

b Het hormoon oestrogeen kan de celdeling van borstcellen stimuleren. Bij sommige typen borstkanker bezitten de tumorcellen oestrogeenreceptoren.
Leg uit waarom borstkankerpatiënten met dit type borstkanker medicijnen krijgen die aan de oestrogeenreceptoren binden.

RECOMBINATIE

Tijdens de meiose ontstaat genetische variatie door **recombinatie** van allelen. In afbeelding 65 is dat weergegeven voor de allelen A, a, B en b op twee chromosomenparen ($n = 2$). Tijdens de meiose kunnen de chromosomen zich op verschillende manieren rangschikken, die vier combinaties (2^2) van allelen opleveren in de geslachtscellen. Bij 23 chromosomenparen kunnen er dan 2^{23} = 8 388 608 verschillende combinaties van allelen in geslachtscellen ontstaan.

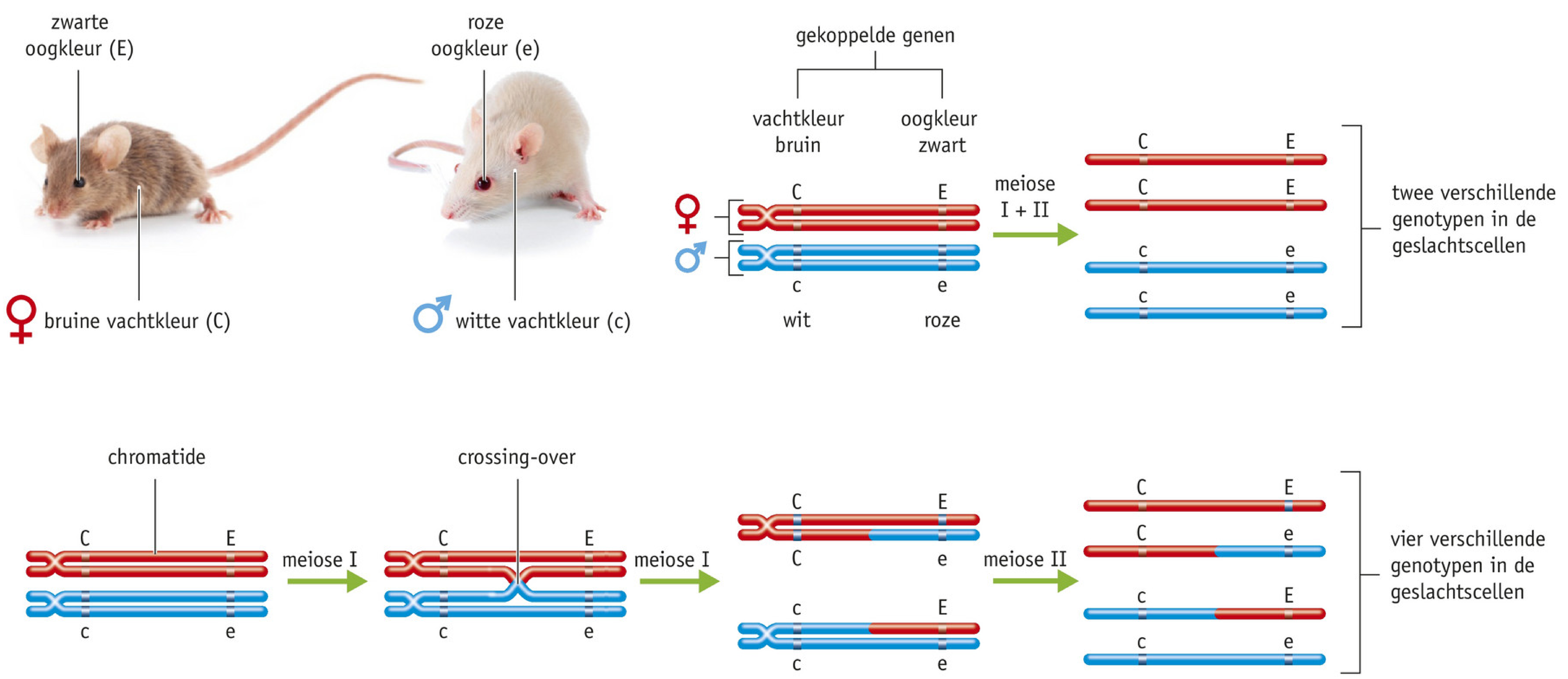
▶ **Afb. 65** Recombinatie van allelen in geslachtscellen door meiose (schematisch voor twee chromosomenparen).



CROSSING-OVER

Tijdens de meiose kunnen delen van een chromosoom afbreken en zich aan een ander chromosoom hechten. Dit wordt ook wel een chromosoommutatie genoemd. Gekoppelde allelen worden gezamenlijk doorgegeven aan de nakomelingen maar soms wordt de koppeling verbroken. Het is ook mogelijk dat delen van chromosomen worden uitgewisseld tussen homologe chromosomen. Dit heet **crossing-over**. Homologe chromosomen hebben elk een unieke combinatie van allelen (het **haplotype**). Aan het begin van meiose I komen homologe chromosomen bij elkaar te liggen. Wanneer ze spiraliseren, kunnen de chromatiden van twee homologe chromosomen in elkaar verstrengeld raken. Er kunnen dan breuken ontstaan in de DNA-moleculen van de chromatiden. Als de breuken niet worden hersteld, kan crossing-over optreden waarbij een afgebroken chromosoomdeel zich hecht aan het andere chromosoom van het chromosomenpaar (zie afbeelding 66). Eén chromosoom kan daardoor allelen van twee verschillende ouders bevatten. Zo ontstaan nieuwe haplotypen. Daardoor versterkt crossing-over het effect van recombinatie tijdens de meiose. Er ontstaan geslachtscellen met een nieuwe combinatie van allelen in de chromosomen, waardoor een grotere verscheidenheid aan genotypen binnen een populatie ontstaat.
Crossing-over kan in een chromosoom op elke willekeurige plaats optreden. Hoe groter de afstand tussen twee allelen in hetzelfde chromosoom is, hoe groter de kans op het ontstaan van breuken waardoor allelen door crossing-over worden gescheiden.

▼ **Afb. 66** Hoe crossing-over recombinatie tijdens de meiose versterkt.



1 Oudergeneratie (P): de genen voor oogkleur en vachtkleur liggen op hetzelfde chromosoom (gekoppelde genen).

2 Een F1-nakomeling vormt geslachtscellen waarbij geen crossing-over optreedt: twee verschillende genotypen zijn mogelijk in de geslachtscellen.

3 Een F1-nakomeling vormt geslachtscellen waarbij crossing-over optreedt: vier verschillende genotypen zijn mogelijk in de geslachtscellen.

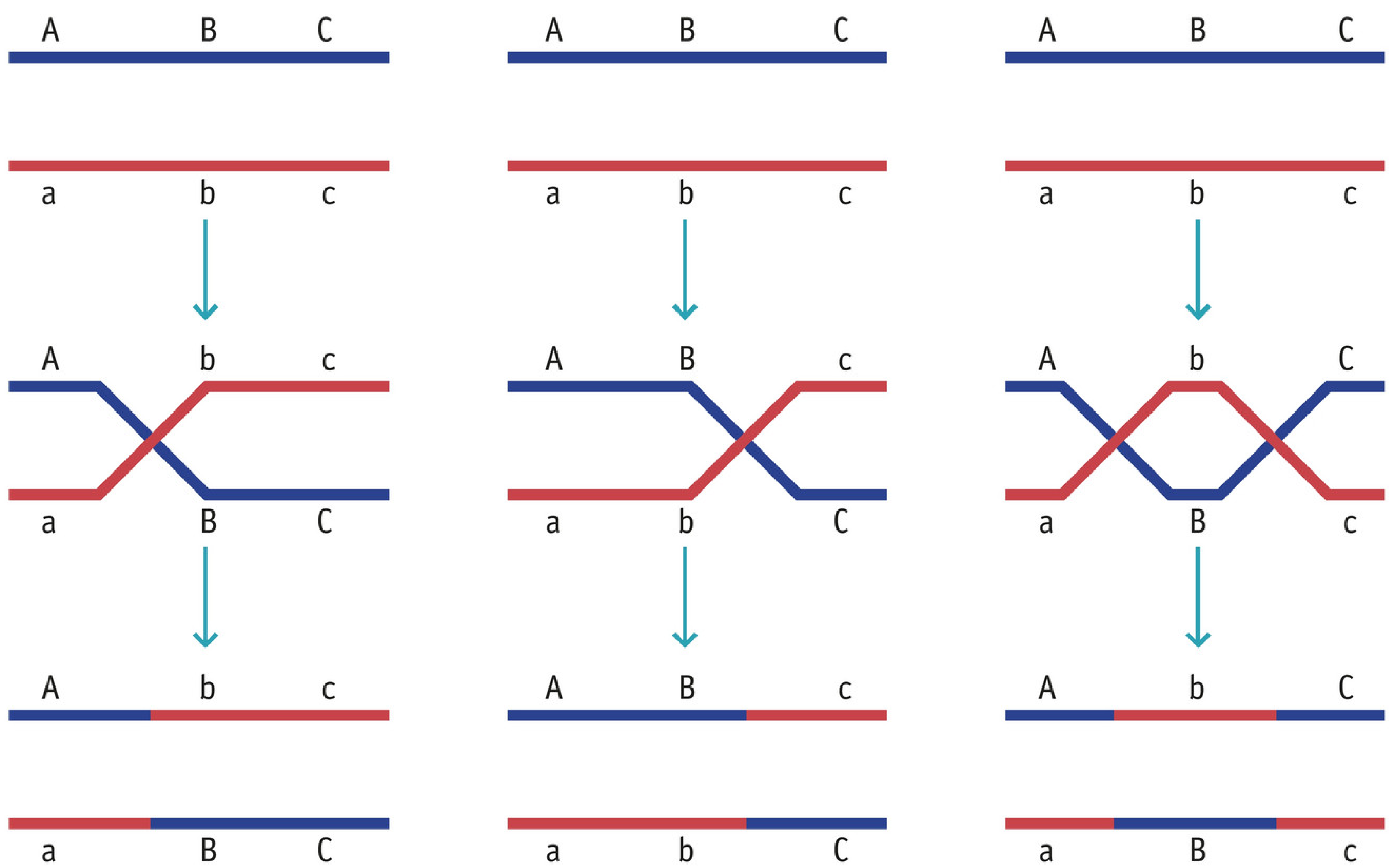
opdracht

46 In afbeelding 67 zie je een voorbeeld van enkelvoudige crossing-over en van dubbele crossing-over bij maïs.
Bij maïs is er koppeling tussen de volgende genen met bijbehorende allelen: P + p, Q + q en R + r. Bij kruisingsproeven treedt enkelvoudige en dubbele crossing-over op. De allelencombinatie in de geslachtscellen van individuen met het genotype PpQqRr en hun frequentie bij een totaal van duizend is weergegeven in het volgende overzicht.

PQR	6	PQr	85	pQR	56	PqR	345
pqr	9	pqR	83	Pqr	61	pQr	355

a Welke combinaties van allelen zijn gekoppeld? Leg je antwoord uit.
b Welke allelencombinaties zijn ontstaan door dubbele crossing-over? Leg je antwoord uit.
c Hoe groot is de kans op enkelvoudige crossing-over bij het vormen van geslachtscellen? Noteer je berekening.
d Hoe groot is de kans op dubbele crossing-over bij het vormen van geslachtscellen? Noteer je berekening.
e Leg uit dat in dit geval door crossing-over de genetische variatie in deze populatie maïsplanten toeneemt, door aan te geven hoeveel nieuwe haplotypen zijn ontstaan.

▶ **Afb. 67** Crossing-over (schematisch).



1 tussen de allelen A en B (enkelvoudige crossing-over)

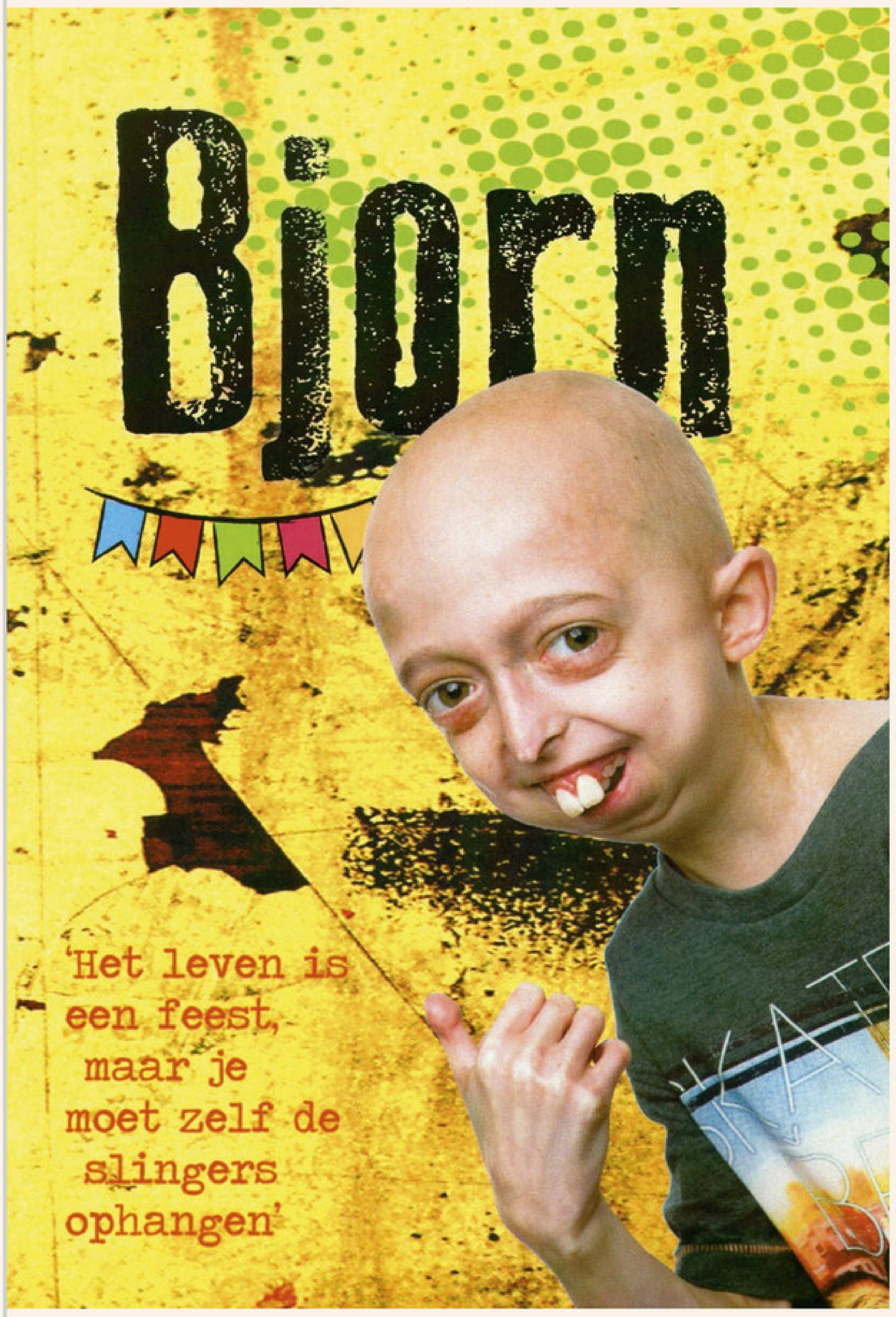
2 tussen de allelen B en C (enkelvoudige crossing-over)

3 zowel tussen de allelen A en B als tussen de allelen B en C (dubbele crossing-over)

CONTEXT Leefwereld

Progeria

▼ **Afb. 68** Bjorn.



Het leven is een feest, maar je moet zelf de slingers ophangen is een boek van Bjorn Nabuurs en Sjaak van Moorsel. Het boek gaat over Bjorn. Bjorn (2002) is een optimistische jongen die alles wil meemaken in het leven en het uiterste wil bereiken. Bjorn heeft de zeldzame verouderingsziekte progeria. Doordat hij weet dat zijn leven waarschijnlijk korter is dan het leven van zijn leeftijdgenoten, wil hij er alles uithalen.
De klassieke vorm van progeria wordt veroorzaakt door een puntmutatie in het LMNA-gen in een van de homologe chromosomen van paar 1. Normaal codeert het LMNA-gen voor het eiwit prelamine A dat zorgt voor een netwerk van draden dat stevigheid geeft aan het celkernmembraan en nodig is bij de celdeling. Het kortere, afwijkende eiwit dat bij progeria ontstaat, heet progerin. Door dit eiwit is het kernmembraan minder stevig en heeft het niet zijn nomale vorm.
Elk kalenderjaar wordt Bjorn ongeveer acht tot tien levensjaren ouder. Hij heeft verouderingssymptomen die normaal gesproken alleen voorkomen bij ouderen. Kinderen met progeria worden gemiddeld 13 jaar oud. Doordat ze bijvoorbeeld slechte bloedvaten hebben, kunnen ze al vroeg een hartinfarct of een beroerte krijgen. Ze hebben een normale intelligentie en er treedt geen dementie op.

opdracht

47 Alle cellen van een kind met klassieke progeria bevatten het gemuteerde allel.

a Op welk moment zal de mutatie van deze vorm van progeria waarschijnlijk zijn ontstaan?

b Klassieke progeria wordt veroorzaakt door een puntmutatie.
Is deze mutatie dominant of recessief? Leg je antwoord uit.

c Het afwijkende eiwit dat bij klassieke progeria ontstaat, is korter.
Leg uit waarom het afwijkende eiwit door de puntmutatie korter is.

d Waardoor wordt klassieke progeria niet doorgegeven aan nakomelingen?

e Bjorn heeft een niet-klassieke vorm van progeria. Hij heeft een autosomaal recessief erfelijke vorm. Bij Bjorn functioneert prelamine A slecht. Het proces van veroudering gaat minder snel dan bij klassieke progeria.
Leg uit op welke manier de niet-klassieke vorm van progeria bij Bjorn is veroorzaakt.

Leerdoel
– Je kunt verschillende technieken en toepassingen van biotechnologie beschrijven.

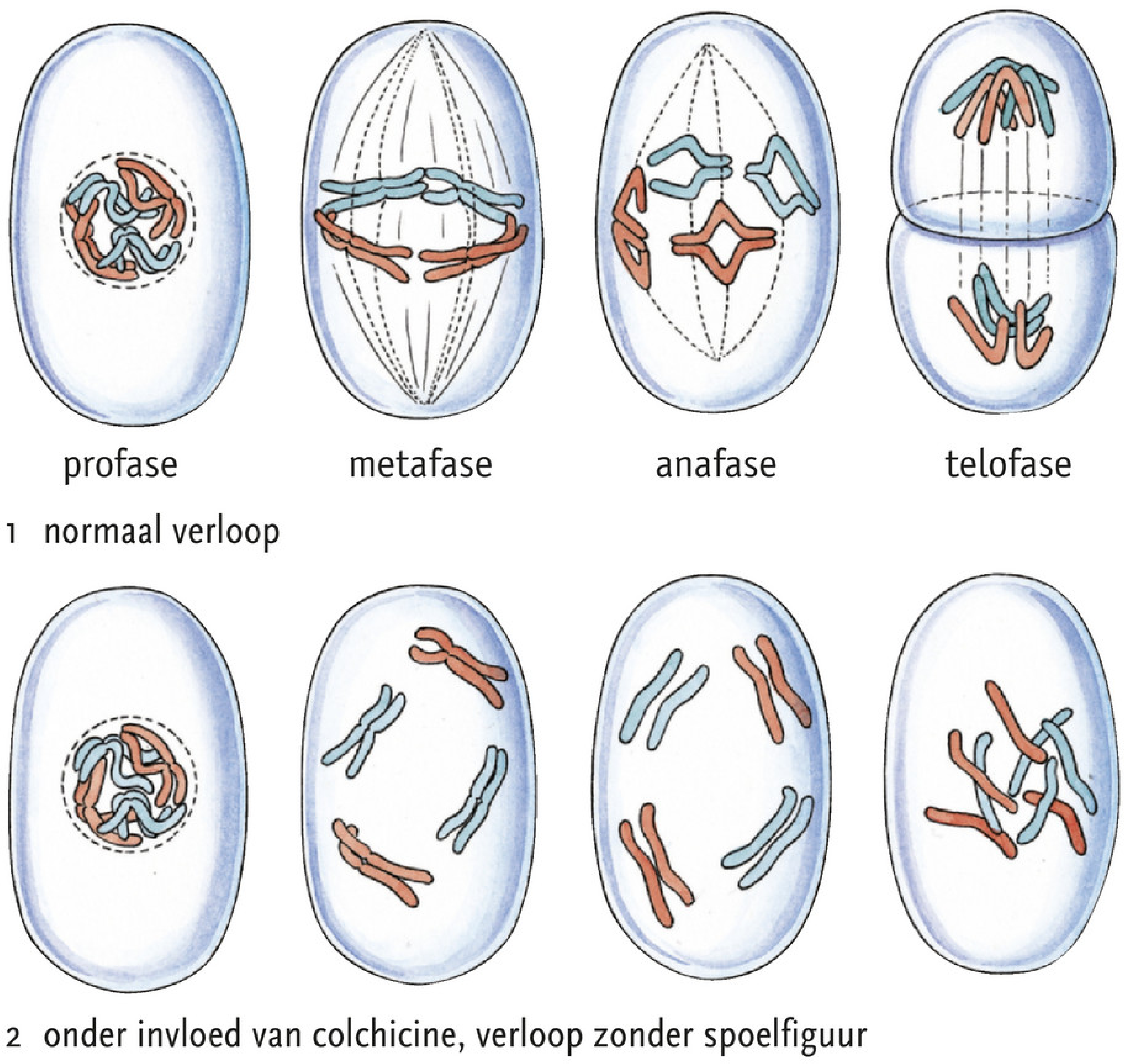
7 Biotechnologie

Wetenschappers kunnen de eigenschappen van organismen aanpassen door het DNA rechtstreeks te veranderen. Door bijvoorbeeld een stukje van het DNA bij muizen te vervangen door slangen-DNA, ontwikkelen muizen geen poten meer.

BIOTECHNOLOGIE

Biotechnologie is een verzamelnaam voor technieken waarbij organismen worden gebruikt om producten te maken voor de mens. Sommige technieken worden al eeuwenlang gebruikt. Zo wordt voor de productie van wijn, bier en brood gist gebruikt. Bij de productie van kaas worden enzymen (chymosine) uit de lebmaag van pasgeboren kalveren gebruikt. Melkzuurbacteriën spelen een rol bij de productie van zuurkool en yoghurt.
In de landbouw worden al eeuwen planten veredeld en dieren gefokt om ze aan te passen aan onze behoeften.
Bij veel cultuurgewassen is de opbrengst sterk vergroot door **polyploïdie**. Polyploïde cellen kunnen ontstaan doordat er iets misgaat bij de mitose of meiose van een cel. Polyploïde cellen kunnen ook ontstaan door colchicine toe te voegen aan cellen. Deze stof zorgt ervoor dat bij de mitose de microtubili van de spoelfiguur worden afgebroken. Daardoor splitsen de chromatiden van een chromosoom wel, maar deelt de cel zich niet (zie afbeelding 69). Er ontstaat dan een cel met een celkern waarin elk chromosomenpaar dubbel voorkomt (een tetraploïde cel = $4n$) of een polyploïde cel met een veelvoud van het normale aantal chromosomen.

▶ **Afb. 69** Mitose (er zijn slechts twee chromosomenparen getekend).

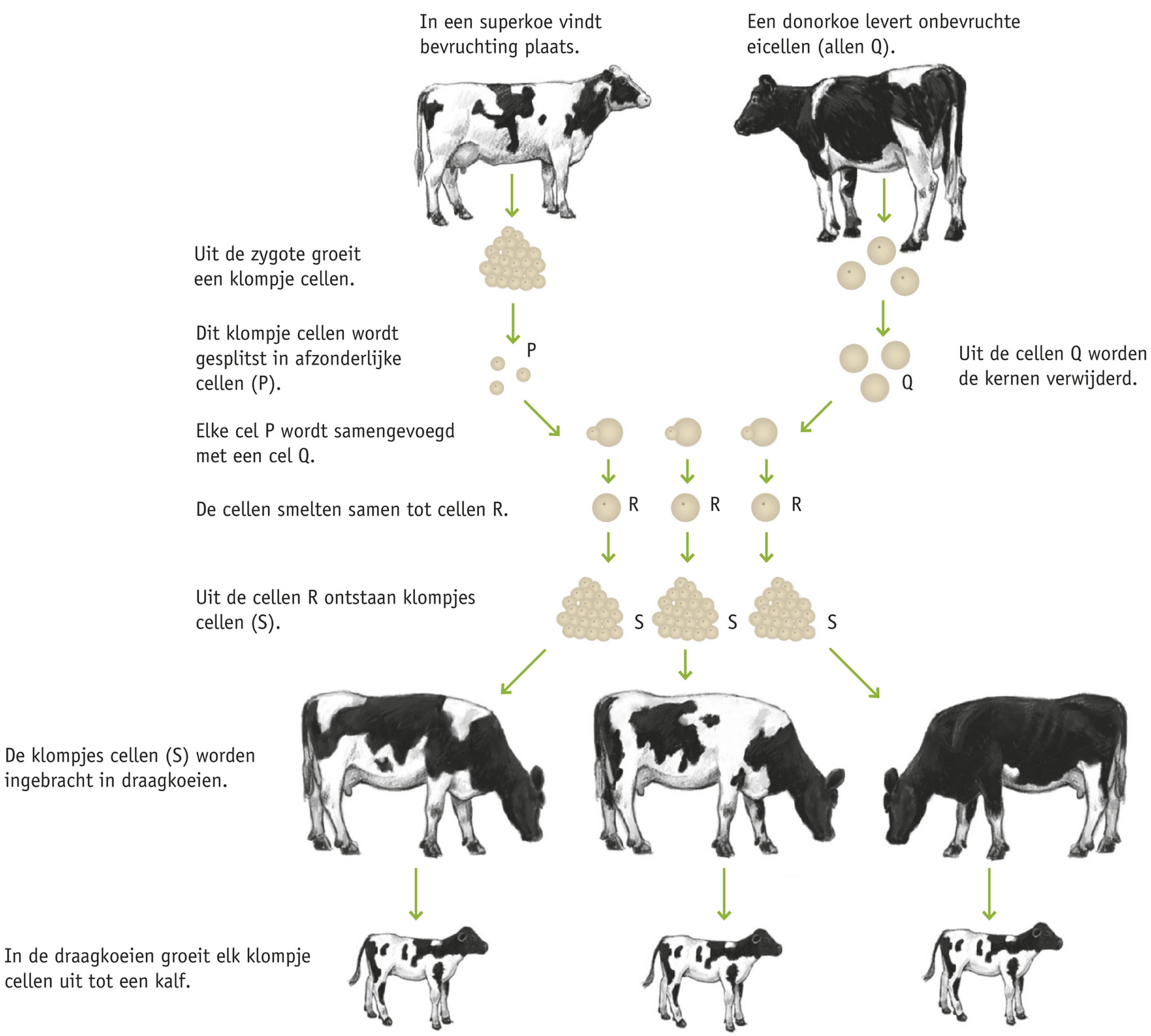


Een steeds groter deel van de werkzaamheden bij het kweken van planten en dieren wordt uitgevoerd in laboratoria. Stoffen van plantaardige herkomst, zoals geneesmiddelen, insecticiden en geur- en smaakstoffen, zijn steeds vaker afkomstig van planten die uit weefselkweken zijn gegroeid. Ook bij het fokken van dieren spelen laboratoriumtechnieken zoals ivf een belangrijke rol. Door toepassing van deze technieken in de veeteelt is het fokken goedkoper geworden en is de productiviteit van de dieren verhoogd.

KLONEN

Wanneer gewassen of dieren een gunstig genotype hebben, kan dat genotype worden doorgegeven aan nakomelingen door klonen. Bij klonen ontstaan er uit een organisme genetisch identieke nakomelingen door ongeslachtelijke voortplanting. Een groep nakomelingen die door klonen uit één individu ontstaat, heet een **kloon**. Stekken en weefselkweek zijn methoden om planten te klonen. Dieren kun je kunstmatig klonen door embryosplitsing. Bij runderen bijvoorbeeld wordt embryosplitsing toegepast als uit een bevruchte eicel een klompje cellen is ontstaan. Dit wordt in een laboratorium gesplitst in kleinere klompjes cellen. Elk klompje cellen wordt in de baarmoeder van een koe geplaatst waar het uitgroeit tot een kalf (een kloon). Een andere manier van klonen is **celkerntransplantatie** (zie afbeelding 70). Hierdoor kunnen de gunstige eigenschappen van een koe (een superkoe) en een stier met een gunstig genotype worden doorgegeven aan heel veel nakomelingen.

Afb. 70 Klonen door celkerntransplantatie.



Bij therapeutisch klonen wordt met het DNA van een patiënt door celkerntransplantatie een embryo gekweekt dat genetisch identiek is aan de patiënt. Als het embryo ongeveer honderd cellen groot is, worden hieruit stamcellen weggehaald en verder gekweekt. Door de genexpressie te reguleren, kunnen de stamcellen uitgroeien tot elk gewenst celtype. Het nieuw ontstane weefsel wordt vervolgens bij de patiënt geïmplanteerd om deze te genezen van zijn ziekte. Dit noem je stamceltherapie.

opdrachten

48 In de natuur kunnen polyploïde planten ontstaan als gevolg van een foute verdeling van chromosomen tijdens de meiose. De geslachtscellen bevatten dan 2*n* chromosomen in plaats van *n*.

a Om welk type mutatie gaat het hier?

b Consumptiebananen zijn onvruchtbare triploïden (3*n*) waarvan de vruchten geen zaden hebben. De zwarte stipjes binnenin zijn rudimentaire zaadjes. De triploïde banaan is door het ontbreken van zaden en door zijn smaak zeer geschikt voor consumptie.
Hoe kun je nakomelingen van deze onvruchtbare banaan verkrijgen met hetzelfde genotype?

c Op welke manier kunnen triploïde bananen via polyploïdie zijn ontstaan?

49 In afbeelding 70 zijn een superkoe, een donorkoe en draagkoeien getekend.

a Welke van deze koeien levert (leveren) een bijdrage aan het genotype van de kalveren?

b Hebben de drie kalveren die zijn ontstaan, allemaal hetzelfde geslacht of kunnen ze van geslacht verschillen? Leg dit uit.

50 Stamceltherapie is een nieuwe behandeling in de geneeskunde. Afwezige of niet-functionerende cellen, weefsels of organen worden via transplantatie vervangen door (gedifferentieerde) stamcellen.

a Welk type stamcellen worden gebruikt voor stamceltherapie?

b Wat is het voordeel van therapeutisch klonen voor een patiënt die een stamceltherapie moet ondergaan?

51 De hond Joep is door celkerntransplantatie in Zuid-Korea gekloond voor een televisieprogramma. De baasjes zijn dolgelukkig met kloon Pipo, die als twee druppels water op zijn vader lijkt. Maar genetisch lijkt kloon Pipo minder op zijn vader dan de twee leden van een eeneiige tweeling.

a Leg dit uit.

b Zou jij zelf een huisdier laten klonen na zijn overlijden? Onderbouw je antwoord met argumenten.

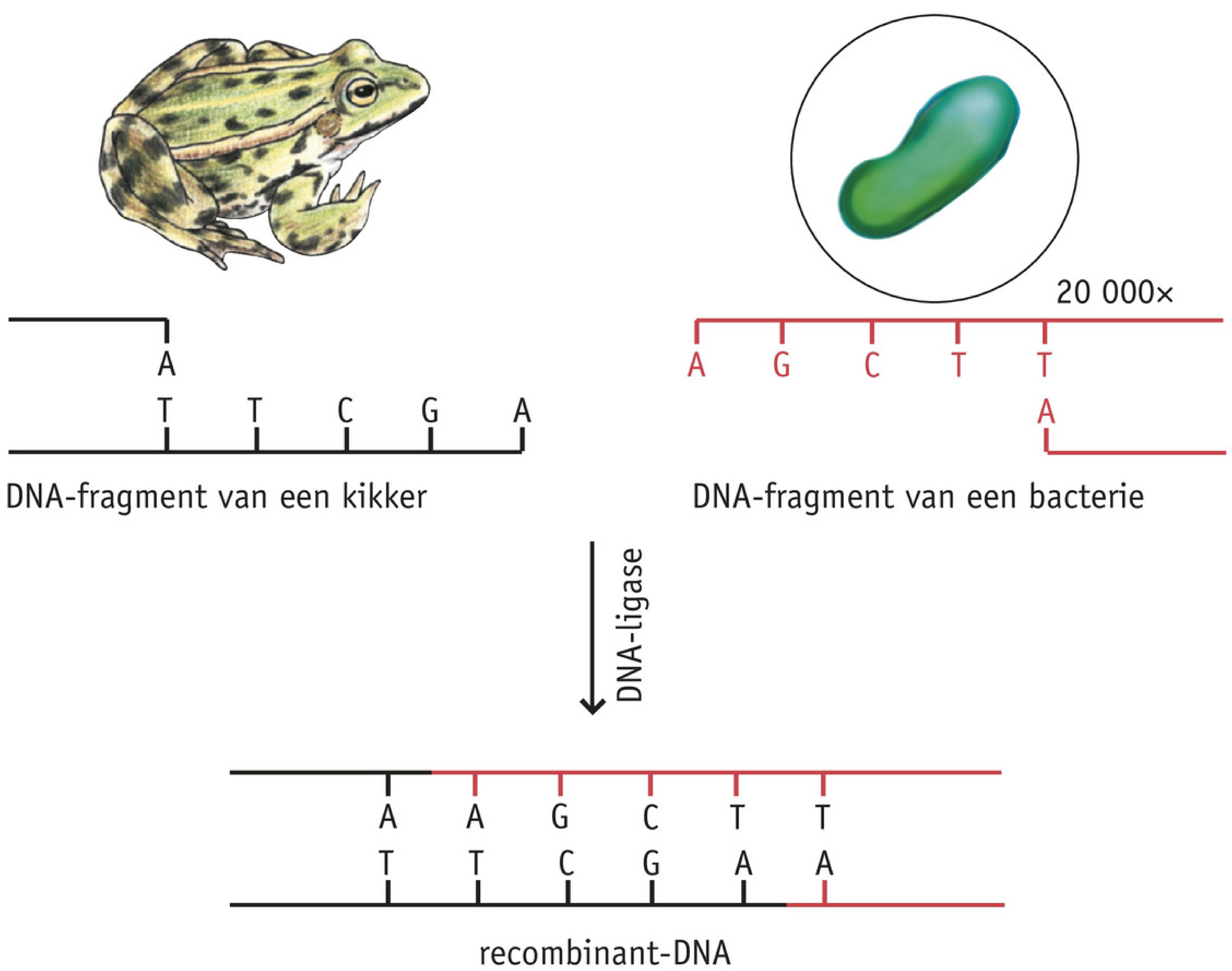
GENETISCHE MODIFICATIE

Door de toegenomen kennis over DNA weten onderzoekers steeds beter hoe genen functioneren en voor welke eigenschappen ze verantwoordelijk zijn. Met deze kennis kunnen de eigenschappen van organismen worden gewijzigd. Dit noem je **genetische modificatie**. Een gen van een bepaald organisme kan worden overgebracht naar het DNA van een ander organisme. Organismen waarbij het DNA is veranderd, noem je **transgeen** of **ggo** (genetisch gemodificeerd organisme). Zo kunnen transgene bacteriën worden gebruikt bij het opruimen van radioactief afval doordat ingebouwde genen ervoor zorgen dat kwik uit radioactieve verbindingen wordt omgezet.

RECOMBINANT-DNA-TECHNIEK

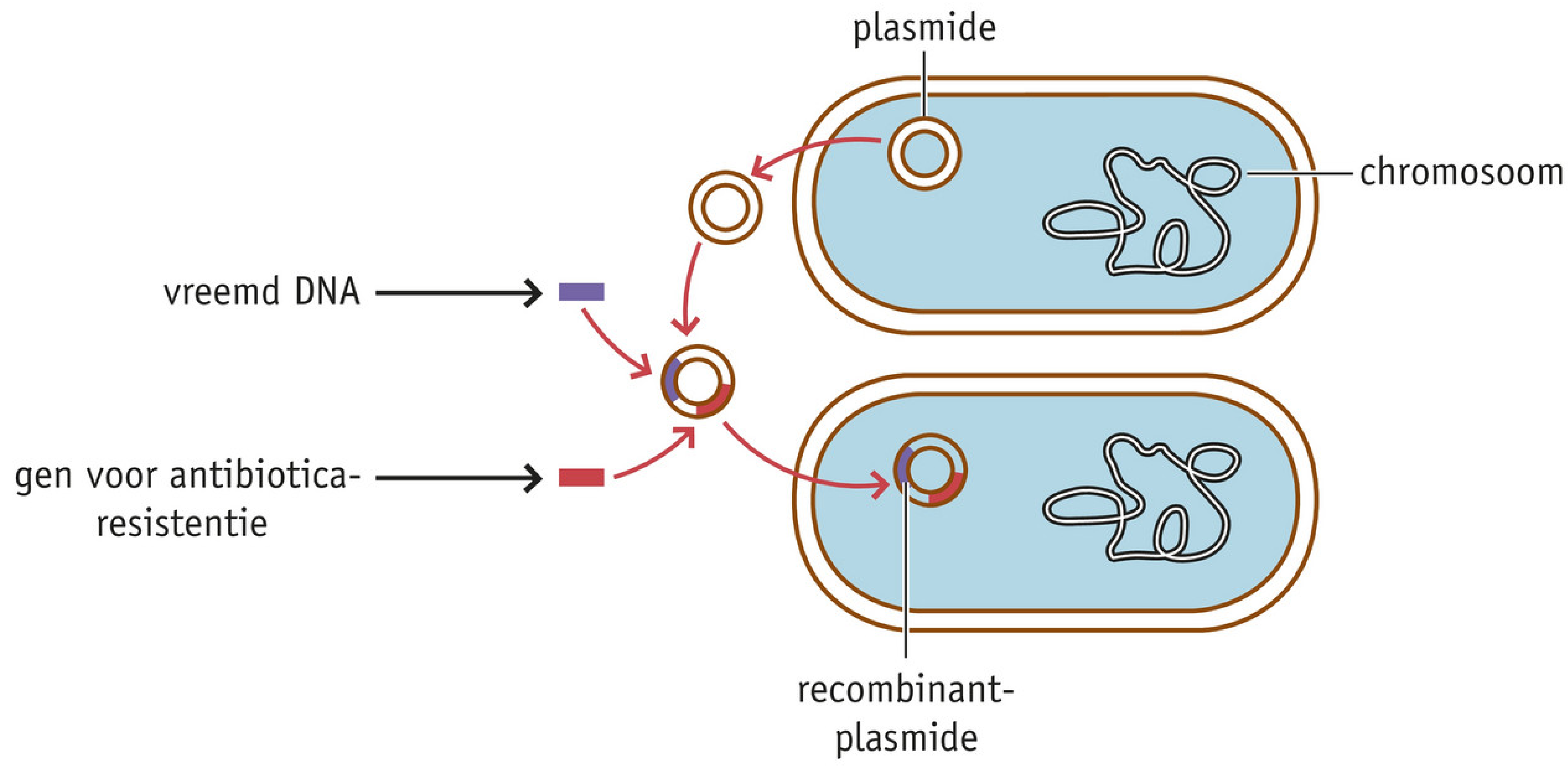
Een voorbeeld van genetische modificatie is de **recombinant-DNA-techniek**.
Bij deze techniek wordt de nucleotidevolgorde van het DNA in een organisme gewijzigd door DNA in te brengen dat afkomstig is van een ander individu. Wanneer het DNA afkomstig is van een organisme van dezelfde soort, heet dat **cisgenese**. Je noemt het **transgenese** wanneer het DNA afkomstig is van een organisme van een andere soort. Anders dan bij kruisingen en selectie is het niet noodzakelijk dat de organismen tot dezelfde soort behoren.
De recombinant-DNA-techniek werd mogelijk door de ontdekking van restrictie-enzymen die een DNA-fragment uit DNA kunnen knippen. Een los DNA-fragment kan in een laboratorium worden aangepast. Het kan ook meteen worden overgebracht naar het organisme dat wordt gemodificeerd.
Er bestaan verschillende technieken om recombinant-DNA in te brengen in het DNA van organismen. Vaak wordt er gebruikgemaakt van plasmiden. Uit bacteriën geïsoleerde plasmiden worden opengeknipt met een restrictie-enzym. Uit het DNA van een ander organisme wordt met hetzelfde restrictie-enzym een DNA-fragment (gen) geknipt. Met behulp van DNA-ligase wordt het DNA-fragment in het plasmide geplakt (zie afbeelding 71).

▶ **Afb. 71** De werking van DNA-ligase.

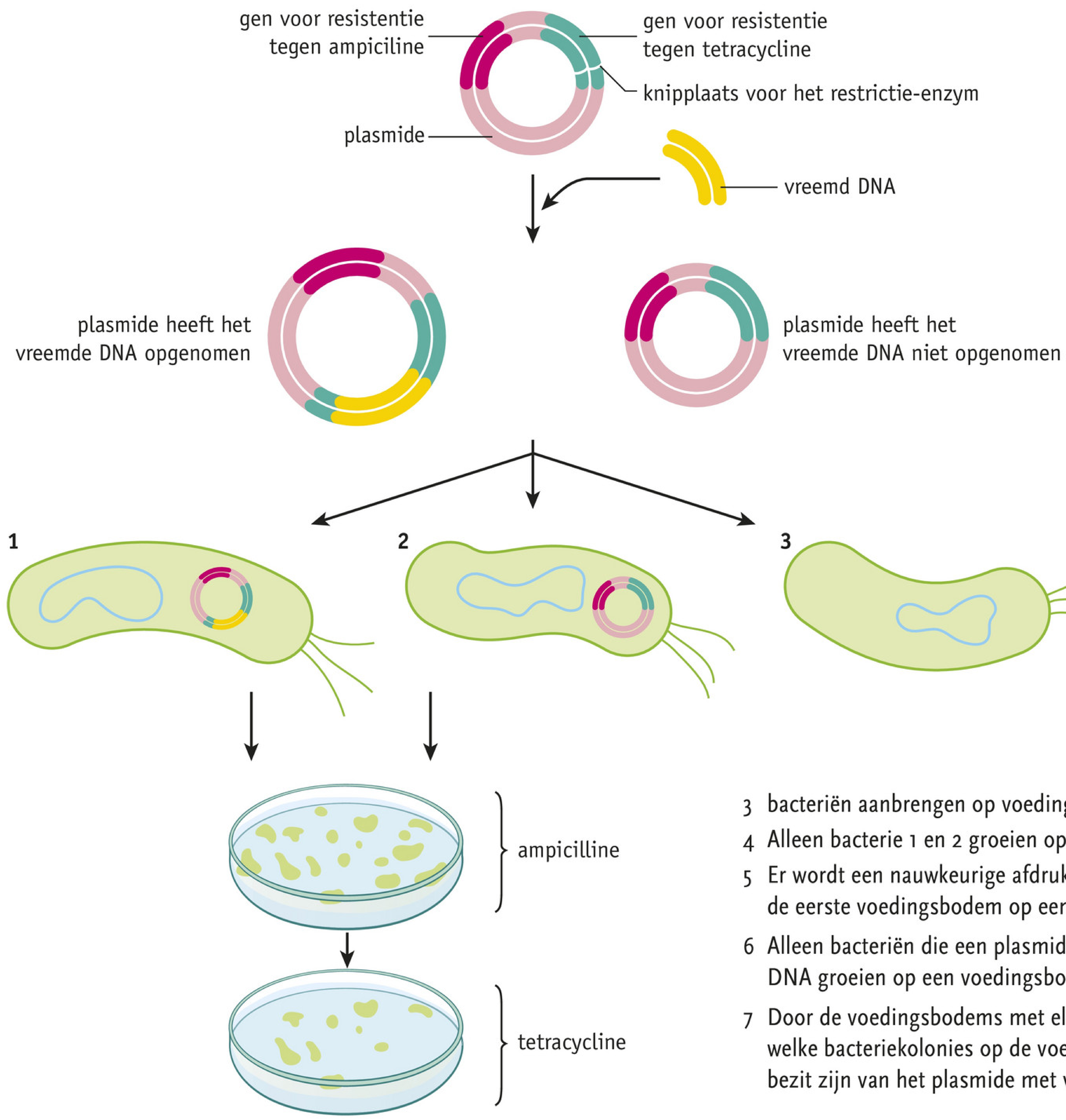


Het plasmide dat voor recombinant-DNA-techniek wordt gebruikt, bezit vaak een gen met een bepaalde eigenschap (marker) waardoor je vrij snel kunt onderzoeken of het recombinant-DNA is opgenomen door een bacterie. Vaak is dit een gen dat resistentie biedt tegen een bepaald antibioticum (zie afbeelding 72). Alleen bacteriën die het gemodificeerde plasmide met het gen voor antibioticaresistentie hebben opgenomen, overleven wanneer ze op een voedingsbodem met het antibioticum worden gekweekt. Wanneer deze bacteriën zich gaan delen, ontstaat een kloon van bacteriën met het recombinant-DNA-plasmide. Deze bacteriën produceren een bepaald enzym dat ze vóór de recombinant-DNA-techniek niet produceerden.
Door bacteriën te laten delen, kun je een gen vermenigvuldigen om het later in te brengen in het DNA van andere organismen (zie afbeelding 73). Zo kan een gen dat in de ene plant weerstand geeft tegen een bepaalde schimmel, worden overgeplaatst naar een andere plant.

▶ **Afb. 72** Genetische modificatie van bacteriën.



▼ **Afb. 73** De selectie van genetisch gemodificeerde bacteriën met behulp van een plasmide met twee genen voor resistentie tegen antibiotica.



1 Het vreemde DNA en het plasmide worden geknipt met hetzelfde restrictie-enzym.

2 mogelijke opnamen door bacteriën

3 bacteriën aanbrengen op voedingsbodem met ampicilline

4 Alleen bacterie 1 en 2 groeien op een voedingsbodem met ampicilline.

5 Er wordt een nauwkeurige afdruk gemaakt van alle bacteriekolonies op de eerste voedingsbodem op een voedingsbodem met tetracycline.

6 Alleen bacteriën die een plasmide hebben opgenomen zonder vreemd DNA groeien op een voedingsbodem met tetracycline.

7 Door de voedingsbodems met elkaar te vergelijken, kun je ontdekken welke bacteriekolonies op de voedingsbodem met ampicilline in het bezit zijn van het plasmide met vreemd DNA.

Genetische modificatie met virussen

Ook virussen kunnen worden gebruikt om genen in te bouwen in een ander organisme. Met behulp van een enzym uit bepaalde virussen is het mogelijk een gen te isoleren uit het genoom van een eukaryoot organisme.
Om een bepaald gen te isoleren uit het DNA van een organisme wordt een kopie gemaakt van het mRNA. Dit bevat geen introns of andere overbodige informatie. Het mRNA wordt uit cellen geïsoleerd die veel van het gewenste eiwit maken. Met behulp van het enzym **reverse-transcriptase** kan langs een mRNA-keten een enkelstrengs DNA-keten worden gevormd. Het enzym DNA-polymerase maakt langs de enkelstrengs keten een complementaire DNA-keten, zodat het DNA dubbelstrengs wordt. Het DNA dat is ontstaan, wordt **complementair DNA** of **copyDNA** (**cDNA**) genoemd en bevat alleen het gewenste gen. cDNA kan in een plasmide van een bacterie of in een virus worden ingebracht.

opdrachten

52 Genetische modificatie kent inmiddels vele biotechnologische toepassingen in de geneeskunde, de industrie, de landbouw en de voedingsmiddelenindustrie en wordt ook gebruikt voor wetenschappelijk onderzoek.

- **a** Zoek op internet vijf voorbeelden van genetische modificatie waardoor transgene micro-organismen stoffen kunnen produceren voor mensen.
- **b** Geef van de voorbeelden die je op internet hebt gevonden aan of je het resultaat van de genetische modificatie zinvol vindt of niet. Onderbouw je antwoorden met argumenten.

53 Afbeelding 74 is een foto van gloeivissen. Deze genetisch gemodificeerde zebravissen hebben in hun DNA een gen afkomstig van kwallen. Hierdoor maken zij een fluorescerend eiwit dat bij wit of ultraviolet licht ervoor zorgt dat de vis oplicht in een bepaalde kleur.

- **a** Is deze genetische modificatie een voorbeeld van transgenese of van cisgenese?
- **b** Wat maakt uitwisseling van DNA tussen kwallen en zebravissen mogelijk?
- **c** Bij genetische modificatie kunnen markers worden gebruikt. Deze kleine stukjes DNA bezitten een bepaalde eigenschap, zoals fluorescentie of resistentie tegen een antibioticum.
 Welke functie hebben deze markers?
- **d** Wanneer het stukje recombinante DNA afkomstig is van een eukaryoot organisme, moet het eerst bewerkt worden in een laboratorium, voordat het kan worden ingebouwd in een plasmide.
 Leg uit waarom het eerst wordt bewerkt.
- **e** Wanneer het recombinante DNA is opgenomen door een plasmide, kan er niet zomaar transcriptie plaatsvinden door RNA-polymerase.
 Leg uit wat er daarvoor ook moet worden opgenomen in een plasmide.
- **f** Reverse-transcriptase is een enzym dat ervoor zorgt dat DNA langs RNA kan worden gevormd.
 Welk enzym in eukaryote cellen is ook een reverse-transcriptase? Leg je antwoord uit.

▼ **Afb. 74** ‘Gloeivissen.’



54 Rijst is een semi-aquatische plantensoort maar blijkt bijna even gevoelig voor onderdompeling als veel landplantensoorten. Het onderdompelgen zorgt ervoor dat rijst langdurige overstromingen kan doorstaan. Dit gen komt voor in een rijstras met een lage opbrengst. Door genetische modificatie wordt het ingebracht in een commercieel rijstras.

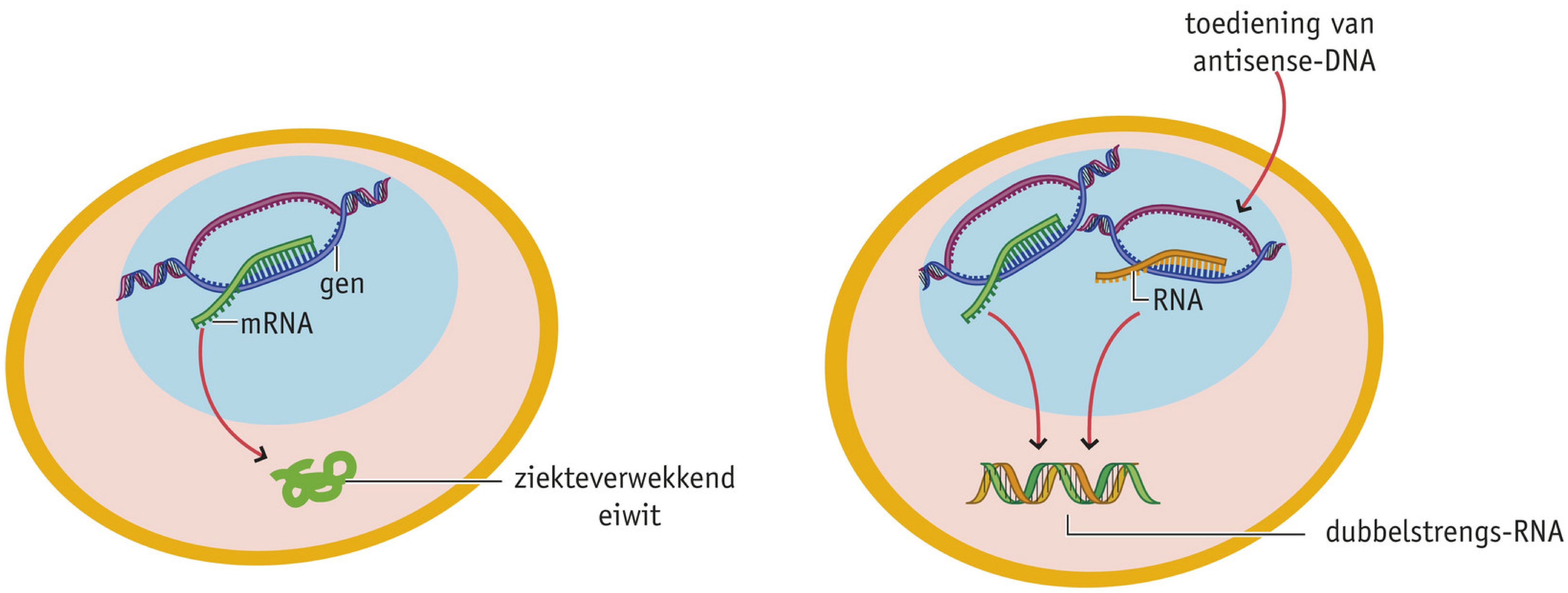
a Beschrijf in drie stappen hoe door genetische modificatie weefselkweken kunnen worden verkregen waaruit rijstplanten groeien die langdurige overstromingen weerstaan.

b Noteer twee eigenschappen voor een hoge opbrengst die bij de commerciële rijstplanten niet verloren mogen gaan door de genetische modificatie.

ANDERE TECHNIEKEN VAN GENETISCHE MODIFICATIE

Sommige ziekten worden veroorzaakt doordat in bepaalde organen genen tot expressie komen die coderen voor ziekteverwekkende eiwitten. In dat geval kan de expressie van zo'n gen worden uitgeschakeld (geninactivatie). Dat kan door het toevoegen van **antisense-DNA**. Hiervoor wordt een kopie gemaakt van het DNA met het gen dat de code bevat voor het ziekteverwekkende eiwit. De kopie is identiek aan het origineel, alleen liggen de stikstofbasen in beide strengen precies in de omgekeerde positie (van 3' naar 5' wordt van 5' naar 3'). Dit gekopieerde DNA wordt ingebracht in het orgaan dat de ziekteverwekkende eiwitten produceert. Zowel langs het originele gen als langs de kopie vindt transcriptie plaats. Het RNA dat langs beide genen ontstaat, is complementair. Als dit RNA op weg naar de ribosomen met elkaar in aanraking komt, ontstaat door basenparing dubbelstrengs RNA (zie afbeelding 75). Langs dit RNA kan geen translatie plaatsvinden. Het functionerende gen is dan uitgeschakeld.

Afb. 75 De werking van antisense-DNA.



1 transcriptie en translatie in een zieke cel

2 Na toediening van antisense-DNA vindt geen translatie plaats.

Om te onderzoeken wat de functie is van een gen, kun je het uitschakelen (**knock-outgen**). Je kunt niet zomaar elk gen uitschakelen, omdat sommige genen noodzakelijk zijn voor de levensprocessen. Dan kun je een gen tijdelijk uitschakelen met antisense-DNA.
Meestal worden genen permanent uitgeschakeld. Hiervoor worden embryonale stamcellen gebruikt. Uit een volgroeid organisme van dezelfde soort wordt een gen gehaald waarvan wetenschappers de functie willen weten. Dit gen wordt uitgeschakeld door er een stukje tussenuit te knippen. Op de vrijgekomen plaats wordt een nieuw gen ingebouwd dat resistentie biedt tegen een bepaald antibioticum. Deze knock-outgenen breng je in bij een embryonale stamcel.

Dat gebeurt door de membranen met een elektrische impuls tijdelijk poreus te maken. Door de cellen na deze behandeling over te brengen naar een petrischaal met een voedingsbodem met een antibioticum, overleven alleen de cellen die het knock-outgen (met het resistentiegen) hebben ingebouwd. Deze stamcellen worden ingebracht in een embryo. Een gedeelte van de cellen van het embryo bevat dan het knock-outgen. Het organisme dat wordt geboren, heeft cellen met het knock-outgen en cellen met het originele gen. Door onderling kruisen van deze organismen ontstaan nakomelingen waarin alle genen knock-outgenen zijn. Wanneer deze organismen andere eigenschappen hebben dan normale organismen, dan moet dit te wijten zijn aan het knock-outgen. Op deze manier wordt duidelijk wat de functie van het gen is. Door onderzoek met knock-outgenen kunnen we bijvoorbeeld meer te weten komen over erfelijke ziekten en kanker.

opdrachten

55 a Wat is een verschil en een overeenkomst van de technieken antisense-DNA en RNAi?
b RNAi wordt wel het genetisch immuunsysteem van organismen genoemd. Leg dit uit.

56 Bij een onderzoek bij muizen is een knockout-gen gekoppeld aan het gen voor vachtkleur.
a Leg uit wat hiervan het voordeel is.
b Knock-out-muizen kunnen een bijdrage leveren aan het onderzoek naar de oorzaak en behandeling van bepaalde vormen van kanker bij de mens. Zijn muizen waarbij een tumorsuppressorgen is uitgeschakeld, geschikt voor een dergelijk onderzoek? Leg je antwoord uit.

CONTEXT Leefwereld

Gendoping

▼ **Afb. 76** Gendoping?



Hoewel er nog nooit een sporter op is betrapt, is gendoping illegaal. Bij gendoping krijgen sporters, afhankelijk van de sport die zij beoefenen, kopieën van een gen toegediend dat effect heeft op de zuurstofopname, het uithoudingsvermogen of de spierontwikkeling. Het gen hebben ze al in hun DNA, maar door extra kopieën in de cellen van bepaalde organen te spuiten, gaan deze tijdelijk meer van het eiwit maken waarvoor het gen codeert. Het gen kan puur of verpakt in een virus of vetachtige stof in de cellen worden gebracht. Hierdoor maakt het lichaam als het ware zijn eigen doping, bijvoorbeeld het hormoon erytropoëtine (epo) dat de aanmaak van rode bloedcellen bevordert of een eiwit dat de spiervorming bevordert. Het is goedkoop, effectief en moeilijk op te sporen voor antidopingexperts.

opdracht

57 Via internet is het erytropoëtinegen (epo-gen) te bestellen. Het product dat thuisgestuurd wordt, moet met een injectienaald in de bovenarm worden geïnjecteerd. De spiercellen gaan vervolgens epo produceren. Normaal gesproken wordt epo door de nieren geproduceerd.

a Leg uit waarom de spiercellen van je bovenarm normaal gesproken geen epo produceren maar na gendoping wel.

b Voor het binnenloodsen van nieuwe genen in lichaamscellen kunnen virussen worden gebruikt die eerst onschadelijk zijn gemaakt. Deze virussen kunnen het gen inbouwen in het kernDNA van de gastheercel.
Wat is het voordeel van het inbouwen van het DNA in het kernDNA van de gastheercellen?

c Bij gentherapie en gendoping wordt cDNA gebruikt. Antidopingexperts zijn bezig om een test te ontwikkelen die dit kan aantonen.
Leg uit waarop die test is gebaseerd.

d Bij gendoping kan ook alleen het pure gen worden geïnjecteerd. Het gen wordt dan niet ingebouwd in het kernDNA en zal na enige weken zijn afgebroken.
Waarom kiezen sporters hier liever voor?

Je hebt nu de basisstof van dit thema doorgewerkt.

- Controleer met het uitwerkingenboek of je de basisstofopdrachten goed hebt uitgevoerd.
- Je kunt nu verdergaan met de digitale oefentoets. Je kunt de samenvatting en flitskaarten gebruiken om je hierop voor te bereiden.
- Na de digitale oefentoets kun je de paragraaf Samenhang, de examentrainer en de verrijkingsstof doen.

Leerdoelen

- Je kunt het nut van recombinatie door CRISPR toelichten voor verschillende organisatieniveaus van de biologie.
- Je kunt de biologische vakvaardigheden evolutionair en ecologisch denken toepassen op de genetische modificatie van prokaryoten en eukaryoten.

Een designerbaby met CRISPR

Erfelijke ziekten en kanker genezen, veroudering stoppen en misschien zelfs terugdraaien, een designerbaby ontwerpen of eindelijk de fabeldieren van J.K. Rowling tot leven wekken? Dit alles door te sleutelen aan de software van organismen: het DNA.

Tot voor kort was het bewerken van genen (DNA-editing) ingewikkeld en inefficiënt. Dit is veranderd door een nieuwe techniek van genetische modificatie: CRISPR. CRISPR is een afweersysteem in prokaryoten dat DNA van bacteriofagen tot in detail herkent en vervolgens kapotknipt. CRISPR is DNA dat bestaat uit korte repeats met daartussen stukjes DNA die dezelfde nucleotidevolgorde hebben als het DNA van bacteriofagen. Vóór CRISPR liggen genen die eiwitten (Cas-eiwitten) synthetiseren die in het DNA kunnen knippen. Wanneer viraal DNA een bacterie binnendringt, worden Cas-eiwitten gesynthetiseerd en wordt RNA gevormd langs het CRISPR-DNA. Een Cas-eiwit gebruikt het RNA als gids en gaat op zoek naar het complementaire DNA van het virus. Wanneer er een match is, knipt het Cas-eiwit het virus-DNA kapot en wordt de infectie gestopt.
Wetenschappers ontdekten dat ze het CRISPR-systeem konden aanpassen en dat het ook werkt in cellen van dieren en planten. Door het gids-RNA aan te passen, kun je elke willekeurige volgorde van het DNA opsporen. Het Cas-eiwit maakt vervolgens een dubbelstrengs knip op de specifieke plek in het DNA, waarna je daarmee kunt doen wat je wilt: het DNA door de cel laten repareren, extra DNA toevoegen, een stukje DNA veranderen of er juist een deel uitknippen.
Met deze revolutionaire techniek zijn de kosten van genetische modificatie met 99% gedaald en CRISPR werkt efficiënt. In plaats van een jaar duurt het maar een paar weken om experimenten uit te voeren. De mogelijkheden van CRISPR zijn zo ingrijpend, dat wetenschappers in 2016 een stopzetting uitriepen voor het manipuleren (modificeren) van menselijk DNA in embryo's. CRISPR kan de mensheid voor altijd veranderen en wetenschappers willen eerst dat de burgers van deze aardbol bepalen wat de grenzen zijn.

▶ **Afb. 1** Een designerbaby?



Organisatieniveau	Begrip
Biosfeer	
Ecosysteem	
Populatie	
Organisme	
Orgaan	
Cel	
Molecuul	

opdrachten

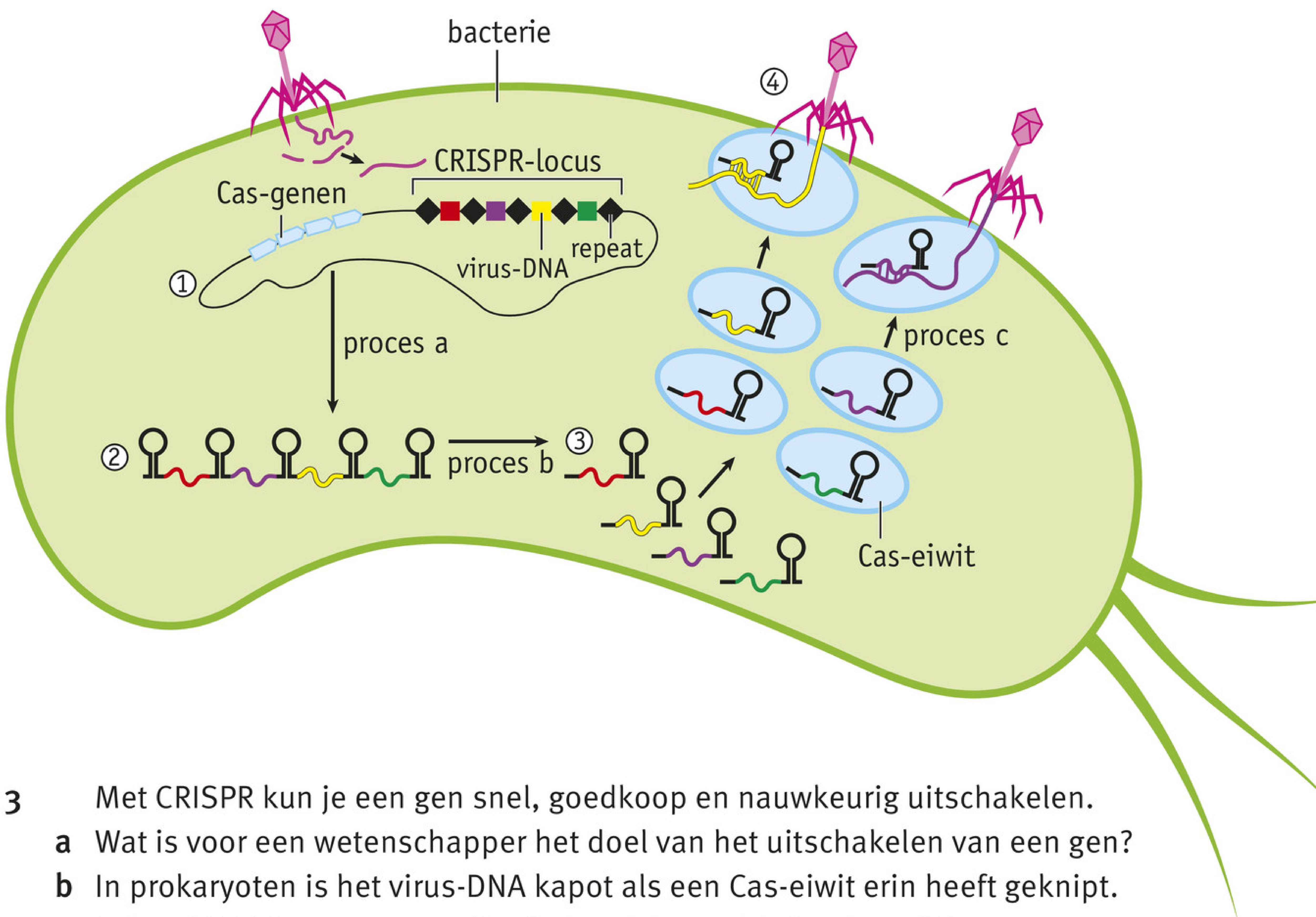
1 Neem de tabel over en vul de begrippen in bij het juiste organisatieniveau. Kies uit: *aardbol – bacterie – burgers – Cas-eiwit – cellen van planten en dieren – RNA – wetenschapper*.

2 In afbeelding 2 is de werking van CRISPR in een bacterie samengevat.

a Benoem of beschrijf nummer 1 tot en met 4 en proces a, b, c.

b Wanneer een bepaald soort bacteriofaag een prokaryoot voor het eerst infecteert, wordt het virale DNA toegevoegd aan het CRISPR-DNA. Waarom gebeurt dat?

c Beschrijf in drie stappen wat er gebeurt als het DNA van een bacteriofaag niet kapot wordt geknipt door een Cas-eiwit.



▶ **Afb. 2** De werking van CRISPR in prokaryoten.

3 Met CRISPR kun je een gen snel, goedkoop en nauwkeurig uitschakelen.

a Wat is voor een wetenschapper het doel van het uitschakelen van een gen?

b In prokaryoten is het virus-DNA kapot als een Cas-eiwit erin heeft geknipt. In het DNA bij mensen wordt zo'n breuk hersteld. Hoe kan dit?

c Hemofilie (bloederziekte) is een erfelijke ziekte waarbij bloedingen optreden door een tekort aan stollingsfactoren. Met CRISPR kan deze ziekte bij een patiënt in de toekomst worden genezen. Leg uit dat de verandering in de genen door CRISPR niet wordt doorgegeven aan de nakomelingen van de patiënt.

4 Veel mensen zijn bang dat door genetische modificatie juist een wereld wordt gecreëerd waarin alleen perfecte mensen worden getolereerd en er op kenmerken en kwaliteiten zal worden geselecteerd. Nu wordt dat ook al gedaan. Testen op genetische afwijkingen zoals het syndroom van Down zijn standaard geworden voor veel zwangere vrouwen. Het constateren van een genetisch defect kan leiden tot het einde van een zwangerschap.

a Geef jouw mening over het preselecteren van mensen op medische condities. Leg met argumenten uit waarom je het wel of niet ethisch verantwoord vindt.

b Er zijn ook mensen die het onethisch vinden als genetische modificatie juist niet wordt toegepast, omdat het kinderen een leven biedt met minder kansen of omdat hen genezing wordt onthouden die pijn en dood kunnen voorkomen. Neem alle aanpassingen die worden genoemd in afbeelding 1 over en noteer erachter of je de aanpassing ethisch verantwoord vindt of niet. Leg uit waarom.

Practica

practicumopdracht 1

DNA isoleren uit een tomaat

BASISSTOF 2

MATERIAAL

- een tomaat
- NaCl (keukenzout)
- afwasmiddel
- water
- ijskoud ethanol
- een theelepel
- twee bekerglazen van 200 mL
- een groot, scherp mes
- een snijplank
- een blender of staafmixer
- een maatbeker
- een pipet van 2 mL
- een reageerbuis
- keukenpapier
- een trechter
- een lang satéstokje
- camera, mobiele telefoon of tablet

Om de sequentie van DNA te kunnen bepalen, isoleer je eerst DNA uit cellen. In deze practicumopdracht onderzoek je hoe je DNA kunt isoleren uit de cellen van een tomaat.

METHODE

- Snijd ongeveer een derde van de tomaat in kleine blokjes en doe die in de maatbeker.
- Maak in een bekerglas een oplossing van:
 - 5 mL afwasmiddel;
 - 1 theelepel zout;
 - 45 mL water.
- Giet deze oplossing bij de tomaatblokjes.
- Mix de inhoud 10 tot 15 seconden.
- Vouw een filter van keukenpapier en plaats deze in de trechter. Filtreer de tomaatoplossing. Hierdoor verwijder je celfragmenten. Vang het filtraat op in het tweede bekerglas. Het filtraat bevat het DNA.
- Pipetteer 0,5 mL filtraat in een reageerbuis.
- Houd de reageerbuis schuin en schenk heel langzaam 1 mL ijskoud ethanol langs de kant.
- Draai de reageerbuis voorzichtig rond. Niet schudden! DNA lost moeilijk op in alcohol en zal daardoor samenklonteren. Het DNA is nu zichtbaar.
- Doop een lang satéstokje in de reageerbuis, met de punt tussen de alcohollaag en het tomaatfiltraat in. Haal het satéstokje weer omhoog. Het rode propje dat je nu omhoogtrekt, is DNA. De rode kleur wordt veroorzaakt door het tomatenpigment dat aan het DNA kleeft.
- Maak een foto van het DNA-propje.

Beantwoord de volgende vragen.

1 Hoe maak je de celwanden van tomatencellen kapot?

2 Zout is onder andere nodig om de vrijgekomen eiwitten te laten samenklonteren.
Waarvoor voeg je afwasmiddel toe?

RESULTAAT

Een foto van het DNA-propje.

Samenvatting

LEERDOEL 1 ▶▶ BASISSTOF 1

Je kunt de bouw en functie van DNA beschrijven.

- DNA (desoxyribonucleïnezuur) bevat de informatie voor de erfelijke eigenschappen van een levende cel.
- Genoom: het geheel aan erfelijke informatie in een cel van een organisme.
 - Bij eukaryoten: al het kernDNA en het DNA in celorganellen: DNA in mitochondriën (mtDNA) en DNA in chloroplasten.
 - Bij prokaryoten: al het DNA dat los in het cytoplasma van de cel voorkomt: een circulaire DNA-streng en plasmide(n): kort stukje cirkelvormig DNA.
- DNA is een nucleïnezuur en is opgebouwd uit nucleotiden.
 - Een nucleotide bestaat uit desoxyribose, een fosfaatgroep en een stikstofbase.
 - In DNA komen vier stikstofbasen voor: adenine (A), cytosine (C), guanine (G) en thymine (T).
- Een DNA-molecuul bestaat uit twee nucleotideketens, die in een dubbele spiraal (helix) om elkaar heen gewonden liggen.
 - In een nucleotideketen wisselen monosachariden en fosfaatgroepen elkaar af. De stikstofbasen steken er aan de zijkant uit.
 - De stikstofbasen vormen vaste paren:
adenine (A) met thymine (T);
cytosine (C) met guanine (G).
 - De uiteinden van een nucleotideketen worden aangegeven met 3' en 5'.
Aan het 3'-uiteinde bevindt zich een OH-groep aan het derde C-atoom van desoxyribose.
Aan het 5'-uiteinde bevindt zich een fosfaatgroep aan het vijfde C-atoom van desoxyribose.
- Bij eukaryoten bestaat een chromosoom uit één lang DNA-molecuul met eiwitten.
 - Dubbelstrengs DNA is rond histonen (eiwitten) gewikkeld.
 - Een aantal histonen met DNA vormt een nucleosoom.
- Sequentie: de volgorde waarin nucleotiden in een DNA-molecuul zijn gerangschikt.
- Coderend DNA: een deel van een DNA-molecuul (een gen) dat de code (DNA-sequentie) bevat waarmee ribosomen een of meer eiwitten kunnen synthetiseren.
- Niet-coderend DNA: grote delen van het DNA coderen niet voor eiwitten. Een deel daarvan:
 - codeert voor andere moleculen die een regulerende functie hebben bij de synthese van eiwitten;
 - bestaat uit repetitief DNA: herhalingen van korte nucleotidesequenties;
 - bestaat uit genen die hun functie hebben verloren.

LEERDOEL 2 ▶▶ BASISSTOF 2

Je kunt het proces van DNA-replicatie toelichten en beschrijven hoe DNA-replicatie plaatsvindt.

- DNA-replicatie vindt plaats in de S-fase van de celcyclus.
 - DNA-replicatie begint bij replicatiestartpunten. Het enzym helicase verbreekt de waterstofbruggen tussen de basenparen, waardoor een replicatiebel ontstaat.
 - Primer: een kort stukje van het nucleïnezuur RNA dat complementair is aan een deel van de DNA-sequentie en wordt gesynthetiseerd door het enzym primase.
 - DNA-polymerase: enzym dat vanaf een primer langs een enkelstrengs DNA-keten schuift en vrije nucleotiden (dATP, dTTP, dGTP of dCTP) uit het kernplasma met waterstofbruggen aan het 3'-uiteinde van een al ingebouwde nucleotide bindt.
 - Aan elke originele nucleotideketen ontstaat een nieuwe complementaire nucleotideketen.
- DNA-replicatie vindt langs beide ketens plaats in de richting van het 3'-uiteinde naar het 5'-uiteinde (afleesrichting).
 - Langs de leidende keten volgt DNA-polymerase het uiteenwijken van de ketens.
 - Langs de volgende keten vindt replicatie in de omgekeerde richting plaats. Hierbij ontstaan korte Okazaki-fragmenten die door DNA-ligase aan elkaar worden geplakt.
- DNA-polymerase kan het einde van de volgende streng niet repliceren doordat er geen 3'-uiteinde beschikbaar is. Hierdoor wordt het DNA-molecuul bij elke celdeling korter.
- Telomeren: niet-coderend, repetitief DNA aan de uiteinden van een DNA-molecuul dat is ingekapseld in beschermende eiwitten en moet voorkomen dat de genen in het DNA worden beschadigd.
 - Bij elke celdeling wordt een telomeer korter.
 - Bij de mens kan een cel zich na ongeveer vijftig celdelingen niet meer delen en ondergaat dan apoptose (geprogrammeerde celdood).
 - De levensduur van de cellen van een organisme hangt af van de lengte van de telomeren en de snelheid waarmee ze korter worden.

LEERDOEL 3 ▶▶ BASISSTOF 2

Je kunt uitleggen op welke manieren de basenvolgorde in het DNA kan worden bepaald en hoe met de verkregen gegevens door DNA-analyse de graad van verwantschap van soorten kan worden vastgesteld.

- Met PCR en gelelektroforese kan men de nucleotidesequentie van DNA bepalen.
 - PCR (Polymerase Chain Reaction): het kopiëren van een of meer specifieke gedeelten uit het DNA in een PCR-machine.
 - Gelelektroforese: het scheiden van DNA-fragmenten op grond van hun grootte.

- Een DNA-fingerprint is het unieke DNA-profiel van een persoon.
 - Repetitief DNA: herhalingen van korte DNA-sequenties. Het aantal herhalingen verschilt per persoon.
 - Met restrictie-enzymen worden de loci met repeats uit het DNA geknipt. Hoe groter het aantal repeats, hoe groter het DNA-fragment dat ontstaat.
 - De DNA-fragmenten worden gescheiden door gelelektroforese. Er ontstaat een uniek bandenpatroon.

LEERDOEL 4 ▶▶ BASISSTOF 3

Je kunt beschrijven hoe transcriptie plaatsvindt.

- Bij transcriptie wordt langs een deel van een nucleotideketen van een DNA-molecuul (een gen) een RNA-molecuul gevormd door het enzym RNA-polymerase.
 - RNA is een nucleïnezuur dat bestaat uit een enkele streng nucleotiden. RNA bevat ribose in plaats van desoxyribose en uracil (U) in plaats van thymine (T).
- Transcriptie:
 - RNA-polymerase bindt aan een promotor (een specifieke volgorde van stikstofbasen).
 - Template-streng: de nucleotideketen waarlangs het mRNA ontstaat.
 - Coderende streng: de nucleotideketen die niet wordt gebruikt. Deze heeft dezelfde nucleotidevolgorde als het RNA dat ontstaat. Het RNA bevat het nucleotide U in plaats van T.
 - Transcriptiefactoren: eiwitten die nodig zijn om RNA-polymerase te laten binden aan de promotor.
 - Vanaf de promotor worden de waterstofbruggen in het DNA-molecuul tussen beide nucleotideketens verbroken in de richting van het 3'-uiteinde naar het 5'-uiteinde.
 - Er ontstaat een RNA-keten in de 5'→ 3'-richting langs de DNA-keten.
 - De transcriptie stopt wanneer een specifieke volgorde van stikstofbasen wordt bereikt.
- Verschillende typen RNA spelen een rol bij de eiwitsynthese in een cel:
 - Messenger-RNA (mRNA) brengt informatie van het DNA voor het coderen van eiwitten naar de ribosomen.
 - Ribosomaal RNA (rRNA) is een bestanddeel van ribosomen.
 - Transfer-RNA (tRNA) bindt een aminozuur uit het cytoplasma en vervoert dat naar een ribosoom.
- Bij eukaryoten wordt het mRNA van de kern naar de ribosomen in het cytoplasma vervoerd.
 - Bij prokaryoten bevindt het DNA zich in het cytoplasma.
- RNA-processing:
 - Een gen in het DNA van eukaryoten bestaat uit introns en exons.
 - Het pre-mRNA bevat ook introns en exons.
 - Splicing: spliceosomen knippen de introns uit het pre-mRNA en verbinden de exons aan elkaar. Hierdoor ontstaat mRNA dat de informatie bevat voor de synthese van een eiwit.
 - Doordat er verschillende mogelijkheden zijn voor splicing, kunnen er uit één pre-mRNA-molecuul verschillende mRNA-moleculen worden gevormd (alternatieve splicing).

LEERDOEL 5 ▶▶ BASISSTOF 4

Je kunt beschrijven hoe translatie plaatsvindt.

- Erfelijke eigenschappen komen tot uiting in het fenotype door de aanwezigheid van bepaalde eiwitten.
- Genetische code: de volgorde van nucleotiden in een mRNA-molecuul bepaalt (codeert) welke aminozuren in een eiwitmolecuul worden ingebouwd.
 - Een codon (triplet) bestaat uit drie opeenvolgende nucleotiden in mRNA die coderen voor een bepaald aminozuur (tripletcode).
 - Er zijn 64 verschillende codons, waaronder één startcodon (AUG) en drie stopcopdons.
- Het cytoplasma bevat tRNA-aminozuurcomplexen.
 - Drie nucleotiden op een van de lussen vormen een anticodon dat kan binden aan de stikstofbasen van een complementair codon van een mRNA-molecuul.
- Translatie: in ribosomen wordt aan de hand van de codons in mRNA een eiwit (polypeptideketen) gevormd.

LEERDOEL 6 ▶▶ BASISSTOF 4

Je kunt beschrijven hoe eiwitsynthese plaatsvindt.

- Eiwitsynthese: een ribosoom en een tRNA-methioninecomplex binden aan het startcodon.
 - Een tRNA-aminozuurcomplex passeert in een ribosoom achtereenvolgens de A-, P- en E-plaats. Op de A- en P-plaats wordt de aminozuurketen gevormd, op de E-plaats verlaat het tRNA zonder aminozuur het ribosoom.
 - Een speciaal eiwitmolecuul (release-factor) bindt aan het stopcodon in mRNA waardoor de aminozuurketen loslaat en het kleine en grote ribosoomdeel uit elkaar gaan.
- Polyribosomen: clusters van ribosomen die tegelijkertijd één mRNA-molecuul aflezen.
- Eiwitten die in ribosomen zijn ontstaan, worden verder bewerkt.
 - Bewerking kan in het celplasma, het endoplasmatisch reticulum of het golgisysteem plaatsvinden.
 - Sommige eiwitten worden pas functioneel als ze buiten de cel zijn afgescheiden.

LEERDOEL 7 ▸▸ BASISSTOF 5

Je kunt verschillende manieren van genregulatie beschrijven bij prokaryoten.

- Genregulatie is het aan- of uitzetten van een gen.
- Genexpressie: wanneer een gen aan staat, kan door transcriptie mRNA ontstaan en door translatie een eiwit.
- Operon: deel van het DNA bij prokaryoten dat alle genen bevat die de vorming van een eiwit reguleren.
 - Structuurgenen: bevatten informatie voor het vormen van RNA of eiwitmoleculen.
 - Promotor: de plaats waar RNA-polymerase kan starten met de transcriptie langs de structuurgenen.
 - Operator: sequentie tussen de promotor en de bijbehorende structuurgenen. Een repressor kan een binding aangaan met een operator waardoor RNA-polymerase niet kan binden.
 - Regulatorgenen: zorgen voor de synthese van repressors. Repressors kunnen actief of inactief zijn.
 - Een inductor bindt aan de repressor. Hierdoor laat de repressor los van de operator en kan het RNA-polymerase de structuurgenen bereiken.
 - Een corepressor bindt aan een inactieve repressor. Hierdoor kan die binden aan een operator en kan RNA-polymerase de structuurgenen niet meer bereiken.

LEERDOEL 8 ▸▸ BASISSTOF 5

Je kunt verschillende manieren van genregulatie beschrijven bij eukaryoten.

- Stamcellen: zijn nog niet (volledig) gespecialiseerd en kunnen zich onbeperkt delen.
 - Telomerase: enzym in zaadcelmoedercellen, eicelmoedercellen, stamcellen en kankercellen dat telomeren weer langer kan maken waardoor cellen onbeperkt kunnen delen.
 - Omnipotente (totipotente) stamcellen differentiëren tot elk celtype.
 - Pluripotente stamcellen differentiëren tot elk celtype van het organisme.
 - Multipotente stamcellen differentiëren tot een beperkt aantal celtypen.
- Genregulatie tijdens de embryonale ontwikkeling bij eukaryoten:
 - Regulatorgenen coderen in eukaryoten voor transcriptiefactoren.
 - De omgeving van een cel bepaalt de differentiatie van een cel (welk type cel ontstaat).
- Apoptose is het proces waarin een cel zichzelf doodt.
 - In de cel ontstaan enzymen die de cel zelf afbreken.
- Genregulatie bij volwassen eukaryoten:
 - Activator: bindt aan een specifieke sequentie in het DNA (de enhancer) waardoor het DNA buigt en andere transcriptiefactoren en RNA-polymerase kunnen binden aan de promotor.
 - Repressors: blokkeren de transcriptie door te binden aan een bepaalde sequentie in het DNA.
 - Doordat histonen DNA steviger binden of door DNA-methylering compact maken, wordt genexpressie geblokkeerd. Het gen staat uit.
 - Genregulatie is ook mogelijk door RNA-processing (splicing) en RNA-interferentie met miRNA.

LEERDOEL 9 ▸▸ BASISSTOF 5

Je kunt beschrijven wat het belang is van genexpressie voor zelfregulatie en zelforganisatie van een organisme.

- Door genregulatie en genexpressie:
 - kunnen uit stamcellen verschillende gespecialiseerde cellen, weefsels en organen ontstaan;
 - kunnen cellen verschillende eiwitten produceren op het moment dat de cel ze nodig heeft, afhankelijk van de functie van de cel en van de omstandigheden.
- Epigenetica is de wetenschap die zich bezighoudt met het bestuderen van omkeerbare veranderingen in de activiteit van genen, die niet het gevolg zijn van veranderingen in de nucleotidevolgorde van het DNA.
 - Methyleringspatronen kunnen worden doorgegeven aan het nageslacht.

LEERDOEL 10 ▸▸ BASISSTOF 6

Je kunt de verschillende typen en uitwerkingen van mutaties beschrijven.

- Mutatie: een verandering in de nucleotidevolgorde van het DNA of RNA van een cel.
 - Het aantal mutaties in een cel blijft beperkt door het DNA-repairsysteem: enzymen in een celkern die continu beschadigingen in het DNA opsporen en repareren.
 - Nuclease: een enzym dat nucleotiden uit een DNA-streng kan knippen.
 - Het suppressorgen produceert eiwitten die de celcyclus stilleggen voor herstel van het DNA of voor apoptose wanneer een cel te veel of onherstelbare DNA-schade heeft.
- Mutaties kunnen neutraal, positief of negatief zijn voor het organisme.
 - De gevolgen van recessieve mutaties of mutaties in één chromosoom van een paar zijn vaak niet merkbaar.
 - Mutaties kunnen een grote uitwerking hebben als ze optreden tijdens het ontstaan van geslachtscellen of in cellen van een embryo.
 - Mutaties vergroten de genetische variatie in een populatie.
- Puntmutatie: een verandering in één nucleotidepaar.
 - Substitutie: een of meer nucleotideparen in het chromosoom worden vervangen.
 - Deletie: een of meer nucleotideparen worden uit het chromosoom verwijderd.

- Insertie: een of meer nucleotideparen worden aan het chromosoom toegevoegd.
- Mutaties in een suppressorgen en in een proto-oncogen kunnen leiden tot kanker.
 - Proto-oncogenen coderen voor eiwitten die de celgroei en de celdifferentiatie stimuleren.
 - Door een mutatie kan een proto-oncogen veranderen in een oncogen waardoor de cel abnormaal snel groeit en deelt.
- De frequentie waarmee mutaties plaatsvinden, wordt verhoogd door mutagene invloeden:
 - mutagene straling (bijv. radioactieve straling, röntgenstraling, ultraviolette straling);
 - mutagene stoffen (bijv. stoffen in sigarettenrook, asbest);
 - virussen.
- Genoommutatie (ploïdiemutaties): het aantal chromosomen in een cel is veranderd.
 - Als bij mitose of meiose non-disjunctie optreedt, heeft een van de dochtercellen één chromosoom te veel en de andere dochtercel één te weinig.
 - Trisomie-21: bij het syndroom van Down komt het 21e chromosoom in drievoud voor in de celkern.
- Crossing-over: tijdens meiose I kunnen twee chromatiden van homologe chromosomen stukken DNA uitwisselen. Hierdoor neemt de recombinatie toe en ontstaan er meer verschillende geslachtscellen.
 - Haplotype: de unieke combinatie van allelen die op één chromosoom voorkomt.

LEERDOEL 11 ▶▶ BASISSTOF 7

Je kunt verschillende technieken en toepassingen van biotechnologie beschrijven.

- Biotechnologie: een verzamelnaam voor technieken waarbij organismen worden gebruikt om producten te maken voor de mens.
- De productie en opbrengst worden verhoogd en goedkoper door:
 - gunstige eigenschappen te combineren in één individu door kruisingen en selectie;
 - polyploïdie: polyploïde organismen kunnen ontstaan onder invloed van de stof colchicine;
 - laboratoriumtechnieken (bijv. weefselkweek).
- Klonen: uit een organisme ontstaan genetisch identieke nakomelingen door ongeslachtelijke voortplanting.
 - Weefselkweek.
 - Embryosplitsing: een embryo wordt in klompjes cellen gesplitst die in de baarmoeder van een organisme worden geplaatst om uit te groeien.
 - Celkerntransplantatie: bij een eicel wordt de kern vervangen door de kern uit een lichaamscel.
 - Therapeutisch klonen: met het DNA van een patiënt wordt door celkerntransplantatie een embryo gekweekt waaruit stamcellen worden weggehaald en verder gekweekt om die vervolgens bij de patiënt te kunnen implanteren om deze te genezen van zijn ziekte.
- Genetische modificatie is het veranderen van het DNA van een organisme.
 - Transgene organismen of ggo's zijn genetisch gemodificeerde organismen.
- Recombinant-DNA-techniek is het DNA wijzigen door DNA in te brengen dat afkomstig is van een ander organisme.
 - Cisgenese: DNA inbrengen dat afkomstig is van een organisme van dezelfde soort.
 - Transgenese: DNA inbrengen dat afkomstig is van een organisme van een andere soort.
- Complementair DNA of copyDNA (cDNA):
 - Reverse-transcriptase: enzym dat DNA vormt langs een mRNA-molecuul. Het DNA-fragment bevat alleen het gen voor de synthese van een eiwit. Met DNA-polymerase wordt een complementaire DNA-keten gevormd. Dit cDNA kan worden ingebouwd in een plasmide of virus.
- Antisense-DNA: een kopie van een gen, maar dan met de stikstofbasen in de omgekeerde positie.
 - Het mRNA dat door transcriptie langs antisense-DNA wordt gevormd, vormt dubbelstrengs RNA met het mRNA van het oorspronkelijke gen. Er kan dan geen translatie plaatsvinden.
- Knock-outgen: een gen uitschakelen om te onderzoeken wat de functie ervan is.

COMPETENTIES/VAARDIGHEDEN

Je hebt de volgende vaardigheden geoefend:

- doelgericht zoeken, selecteren en verwerken van informatie;
- schriftelijk en mondeling communiceren over natuurwetenschappelijke onderwerpen;
- analyseren welke rol DNA-onderzoek en biotechnologie hebben in natuurwetenschappelijk onderzoek, beroepen en de dagelijkse praktijk;
- toepassen van verschillende fasen van natuurwetenschappelijk onderzoek;
- geven van een beargumenteerde mening;
- gebruiken van biologische en ethische argumenten;
- verklaren hoe genexpressie en genregulatie op verschillende organisatieniveaus invloed hebben (systeemdenken);
- verklaren hoe epigenese en mutaties een evolutionair voordeel kunnen opleveren (evolutionair denken).

Examentrainer

ADH EN OXYTOCINE

Bron: bezemexamen vwo 2016-1, vraag 23, 24 en 25.

In de achterkwab van de hypofyse worden oxytocine en ADH (vasopressine) gemaakt. Deze peptidehormonen verschillen slechts weinig van structuur, maar wel veel wat de uitwerking betreft. De primaire structuur van beide hormonen is hierna weergegeven:

Oxytocine	Cys Tyr Ile Gln Asn Cys Pro Leu Gly NH_2
ADH	Cys Tyr Phe Gln Asn Cys Pro Arg Gly NH_2

Er zijn slechts twee verschillen in de aminozuurvolgorde van oxytocine en ADH. Een mogelijke puntmutatie in het DNA van de coderende streng is: 5'-CTA-3' wordt 5'-CTT-3'.

2p **1** Kan deze puntmutatie één van beide verschillen tussen oxytocine en ADH veroorzaken?
- A Ja, hierdoor verandert isoleucine in fenylalanine.
- B Ja, hierdoor verandert leucine in arginine.
- C Nee.

Bij de vorming van het hormoon oxytocine zijn in hypofysecellen RNA-moleculen nodig. Enkele onderdelen van een oxytocineproducerende hypofysecel zijn:
1 celkern
2 cytoplasma
3 ruw endoplasmatisch reticulum
4 golgisysteem

Uiteraard wordt in de celkern van een hypofysecel RNA aangetroffen dat een rol speelt bij de aminozuurvolgorde in oxytocine.

2p **2** In of aan welke van de genoemde onderdelen nog meer?
- A alleen onderdeel 2
- B alleen onderdeel 3
- C alleen onderdeel 2 en 3
- D onderdeel 2, 3 en 4

Over de productie en het effect van ADH en oxytocine worden de volgende uitspraken gedaan:
1 Het is mogelijk dat de hypofyse tegelijkertijd de hormonen ADH én oxytocine afgeeft.
2 Het is mogelijk dat een doelwitcel functionele receptoren voor ADH én voor oxytocine heeft.

2p **3** Welke van deze uitspraken is of welke zijn juist?
- A alleen 1
- B alleen 2
- C beide
- D geen van beide

'GEHACKTE' BACTERIE SPOORT BEDORVEN VLEES OP

Naar: pilotexamen vwo 2015-1, vraag 26, 27, 28, 31 en 32.

Een team van studenten bio-engineering en biomedische technologie van de Rijksuniversiteit Groningen won in 2012 een internationale biotechnologiewedstrijd. De opdracht, uitgeschreven door de Technische Universiteit van Massachusetts (MIT), was om het DNA van bestaande bacteriën te veranderen zodat ze nieuwe taken kunnen verrichten.

Lees de tekst in het kader en bekijk de afbeeldingen.
De snelheid van de verkleuring van de stickers is onder meer afhankelijk van de concentratie bacteriën in de sticker. Andere variabelen zijn:
1 de activering van de promotor PsboA in de bacteriën;
2 de stabiliteit van het pigment-mRNA in de bacteriën;
3 het aantal ingebrachte plasmiden per bacterie.

2p **4** Zet de nummers 1, 2 en 3 onder elkaar en geef achter elk nummer aan of de betreffende variabele wel of niet de snelheid van verkleuring beïnvloedt.

De kleurreactie in de bacterie vindt plaats na transcriptie en translatie van het genconstruct in het ingebrachte plasmide.

2p **5** In of aan welk celonderdeel vinden deze processen in de bacterie plaats?

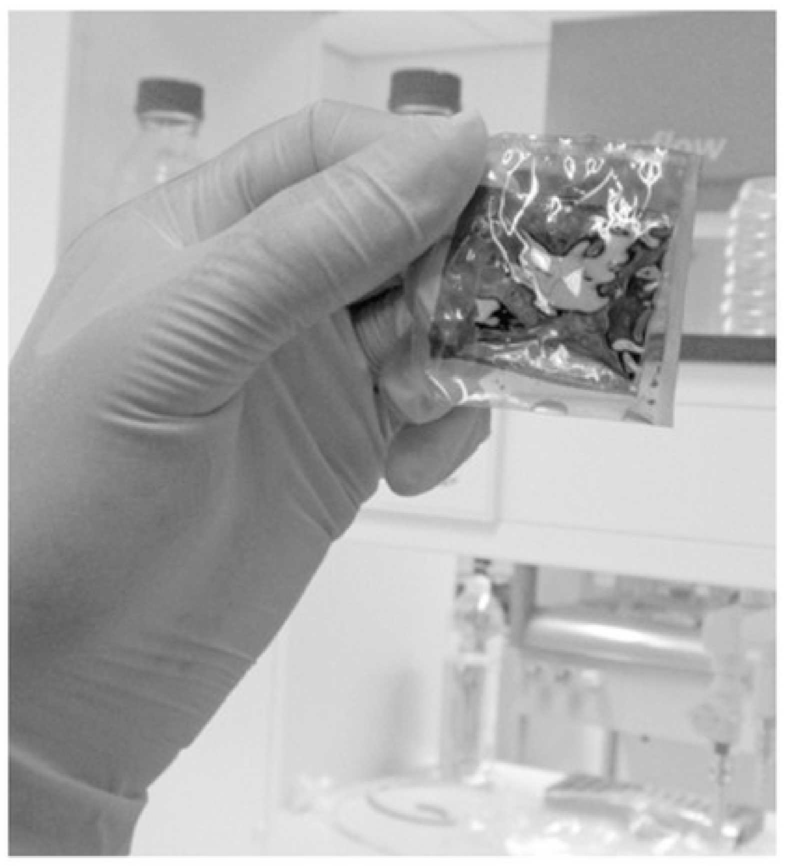
	transcriptie	*translatie*
A	in de kern	aan het ruw endoplasmatisch reticulum
B	in de kern	aan vrije ribosomen
C	in het cytoplasma	aan het ruw endoplasmatisch reticulum
D	in het cytoplasma	aan vrije ribosomen

Het plasmide bevat, naast het genconstruct, ook een antibioticumresistentiegen.

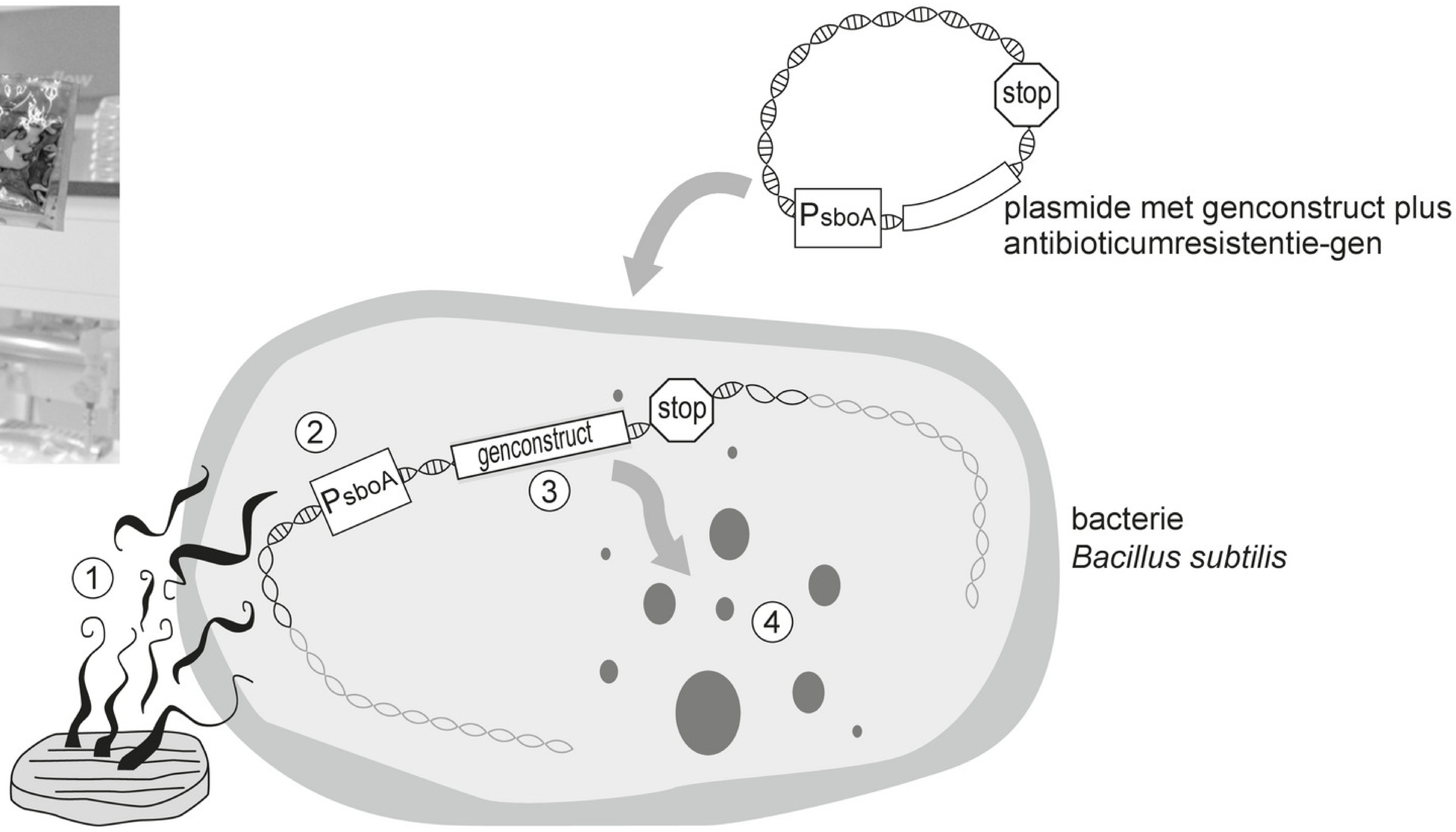
2p **6** Waarom wordt dit gen toegevoegd?
- A Om de gemodificeerde bacteriën resistent te maken voor antibiotica in het vlees.
- B Om de gemodificeerde bacteriën te doden wanneer ze in het milieu terechtkomen.
- C Om de gemodificeerde bacteriën te onderscheiden van andere bacteriën.
- D Om de schadelijke bacteriën in het vlees door de gemodificeerde bacteriën te bestrijden.

De studenten ontwikkelden een bacteriebevattende sticker die in de verpakking van consumptievlees wordt geplakt. De genetisch gemodificeerde bacteriën in de sticker kunnen door een kleurverandering aangeven dat vlees bedorven is. Het studententeam maakte gebruik van *Bacillus subtilis*, een ongevaarlijke bodembacterie. Ze brachten zelfgemaakte plasmiden met een genconstruct in deze bacteriën. De manier waarop de gemodificeerde bacteriën reageren op bedorven vlees, is in afbeelding 2 schematisch in vier stappen weergegeven.

▼ **Afb. 1** Bacteriebevattende sticker.



▼ **Afb. 2** Reactie van gemodificeerde bacteriën op bedorven vlees.



1 Vluchtige stoffen komen vrij uit het bedorven vlees.
2 Deze activeren de promotor PsboA.
3 Daardoor start de transcriptie van het genconstruct.
4 Het genproduct is een geelgroen pigment (amilGFP).

In de toekomst willen de studenten het plasmide uitbreiden met een ‘kill switch’. De kill switch bestaat uit een gen dat codeert voor een stof die de bacteriën doodt en niet giftig is voor mensen. Het gen schakelt in als specifieke voedingsstoffen in de sticker opraken.

2p **7** Welke rol hebben deze voedingsstoffen bij het functioneren van de kill switch?
A Ze dienen als activator.
B Ze dienen als operator.
C Ze dienen als promotor.
D Ze dienen als repressor.

Of de sticker het gaat redden op de markt, hangt niet alleen af van de werkzaamheid. Ook de acceptatie speelt een rol: mensen zijn vaak huiverig voor het vrijkomen van gemodificeerde bacteriën in het milieu. De kill switch kan dit voorkomen door de bacteriën te doden.

2p **8** Leg uit waardoor deze gemodificeerde bodembacterie die resistent is tegen een bepaald antibioticum, een gevaar zou kunnen opleveren voor onze gezondheid.

5 Planten

Planten spelen een centrale rol in ons leven. Ze zijn onmisbaar bij de voedselproductie, vormen de grootste bron van duurzame energie en worden gebruikt als grondstof voor diverse producten. Dit thema gaat vooral over de zaadplanten, en daarvan met name de bedektzadigen. Aan de orde komen de bouw van planten en hoe zij kunnen overleven in hun omgeving.



ONTDEKKEN
Rode planeet zoekt groene vingers 280

BASISSTOF
1 Bouw, groei en ontwikkeling 282
2 Transport in planten 289
3 Assimilatie en dissimilatie 297
4 Voortplanting 304
5 Reageren op de omgeving 309

SAMENHANG
Een plantenbak als elektriciteitscentrale 316

PRACTICA 318

SAMENVATTING 322

EXAMENTRAINER 324


de hortus
de hortus



Rode planeet zoekt groene vingers

▶▶ BASISSTOF 2 EN 3

Akkers vol gewassen op Mars? Het klinkt als science fiction, maar als het aan de onderzoekers van Alterra Wageningen Universiteit ligt, duurt dat niet lang meer. Zij hebben succesvol tien verschillende groenten geoogst van grond die vergelijkbaar is met Marsbodem. ‘De totale opbrengst bleek niet significant te verschillen van die op aardse potgrond, en dat is verbazingwekkend’, aldus onderzoeker Wieger Wamelink.

De Nederlandse stichting Mars One maakte in 2012 haar plannen bekend om in 2027 een ruimtekolonie te vestigen op de planeet Mars. Elon Musk, de baas van autofabrikant Tesla, kwam in 2016 met een nog revolutionairder plan: in veertig tot honderd jaar moeten er een miljoen mensen op Mars wonen. Met een gigantische raket met de werktitel ‘BFR’ (Big Fucking Rocket) van zijn bedrijf SpaceX kunnen er per lancering honderd mensen met een enkeltje richting Mars.

Een groot probleem bij die plannen is: hoe voed je al die mensen? Water is op Mars voldoende aanwezig in de vorm van ijs, maar of er planten kunnen groeien was lange tijd onzeker. Uit onderzoek van de Wageningse onderzoeker Wamelink blijkt nu dat dit kan. Nederlandse ecologen testten veertien plantensoorten in grond met een samenstelling vergelijkbaar met die van Marsgrond. De grond bevatte alle voedingsstoffen die planten nodig hebben om te groeien, waaronder fosfor, stikstof, kalium, magnesium, calcium en ijzer. Veel planten overleefden meerdere maanden.

De eerste onderzoeken zijn dus positief, maar er zijn nog veel vragen. De grond op Mars heeft bijvoorbeeld niet het vermogen om water vast te houden; de zandkorrels zijn te fijn. ‘Dat toekomstige kolonisten voedsel kunnen verbouwen op Mars is wetenschappelijk interessant, maar in de

praktijk lastig,' aldus Wamelink. De lucht op Mars is te ijl, het klimaat is te koud en de planeet heeft geen elektromagnetisch veld (zoals de aarde) dat planten beschermt tegen een hoge dosis straling. 'Marskolonisten moeten hun planten verbouwen in koepels of versterkte tenten,' zegt Wamelink. 'Er is nog veel aanvullend onderzoek nodig. Maar aan de grond zal het hoogstwaarschijnlijk niet liggen.'

opdrachten

Niet alleen miljardair Elon Musk wil al snel een kolonie op Mars, ook NASA (National Aeronautics and Space Administration) in Amerika en ESA (European Space Agency) in Europa zijn druk bezig met de voorbereidingen voor een bemande (onderzoeks)missie naar Mars. ESA zoekt hiervoor regelmatig Young Graduate Trainees (zie afbeelding 1).

▼ **Afb. 1** Advertentie van de ESA.

Young Graduate Trainees

Are you about to take your finals? Or do you already have your Masters degree in the bag? If so, then you can apply to ESA as a 'Young Graduate Trainee' (YGT). This high-calibre programme lasts for one year and gives successful applicants an opportunity to gain valuable experience in the development and operation of space missions. As a Graduate Trainee, you'll take on a responsible role in supporting a project, and benefit from the expertise of an ESA tutor.

YGTs gain valuable experience that can qualify them for the many exciting opportunities within Europe's space industry, renowned research institutes and, of course, ESA. This, in addition to the rich personal experience of living and working in another country and in a diverse and international environment, makes the YGT programme very popular.

Traineeship Opportunities for Young Graduate Trainees go online **once a year in mid-November, and stay open for one month**. At this time, we publish about 100 YGT job offers, aimed mainly at engineers and physicists, graduates in Information Technology, Natural or Social Science and Business.

To be eligible for the YGT programme, you must be in the final year of a Master's degree at a university or an equivalent institute or have just graduated. Please be aware that you can only apply for **one** YGT opportunity. Only applicants to a single opportunity will be considered for the selection phase. Therefore, before you submit your online application make sure you have selected the opportunity which best fits your background and interests.
Contracts are for one year. Towards the end of the training period, trainees are asked to submit a report on their activities and the accomplishments achieved during the year.

De volledige vacaturetekst vind je op www.esa.int/ESA (About us > Careers at ESA > Young Graduate Trainees).

Jij zit in je laatste studiejaar Biologie en gaat samen met een collega-student solliciteren op een Young Graduate Trainee-functie. Jullie bedenken en ontwerpen een proefopstelling om het kweken van planten op Mars te onderzoeken. Bij de sollicitatieprocedure behoort het toelichten van jullie proefopstelling. In de bijlage van de advertentie staat met welke omgevingsfactoren op Mars je rekening moet houden (zie afbeelding 2).

▼ **Afb. 2** Bijlage bij de vacature.

Plants on Mars!

ESA wants to go Mars! In accordance to Wageningen University we are now recruiting candidates to increase the knowledge of producing crops on Mars.

Candidates are selected in pairs by recruitment interviews for the relevant tutor.
The ESA want to see you design a test setup dealing with the conditions on Mars.

At least one of the following factors need to be addressed in your test setup and / or remarks:
– The temperature. When the temperature is too low, plants will die instantly.
– The air pressure. Low air pressure will lead to a quick evaporation of water through the plant stomata.
– Carbon dioxide. The amount of carbon dioxide exceeds the amount of carbon dioxide on planet Earth and this amount can be considered as toxic.
– Oxygen. There is very few oxygen, which will influence the dissimilation.
– The amount of light. The intensity of light is low and during sandstorms (which can take on for weeks) it is even darker.

1 Ontwerp samen met je collega-sollicitant een proefopstelling in een kas om het kweken van planten op Mars te onderzoeken. In deze proefopstelling kies je ten minste één factor op Mars die verschilt van de condities op aarde.
Geef in je ontwerp aan wat een plant nodig heeft, wat er op Mars niet is en hoe je ervoor gaat zorgen dat dat er wel is. Behandel daarbij een van de volgende onderzoeksdoelen:
– Opname, transport en afgifte van water met mineralen door planten.
– Regulatie van de gaswisseling van planten door huidmondjes en de relatie tussen de opname van koolstofdioxide en de afgifte van water.

2 Maak een beoordelingsformulier.
Als je zelf niet presenteert, ben je lid van de sollicitatiecommissie van de ESA. Hiervoor ontwerp je, samen met je collega, een beoordelingsformulier voor de proefopstellingen van de andere kandidaten.
Door het invullen van het formulier kun je beoordelen of de opdracht goed is uitgevoerd en of overal aan is gedacht. Hiermee bepaal je of de proefopstelling voldoet en of de kandidaten geschikte sollicitanten zijn.

3 Presenteer jullie proefopstelling in een pitch van ongeveer twee minuten en beoordeel andere proefopstellingen.
Leg in de pitch kort uit welk onderzoeksdoel jullie behandelen en welke beperkende factor jullie met de proefopstelling onderzoeken. Als je niet presenteert, beoordeel je de andere proefopstellingen.

Leerdoel
– Je kunt beschrijven hoe lengte- en diktegroei bij kruid- en houtachtige planten plaatsvindt en dat stamcellen hiervoor verantwoordelijk zijn.

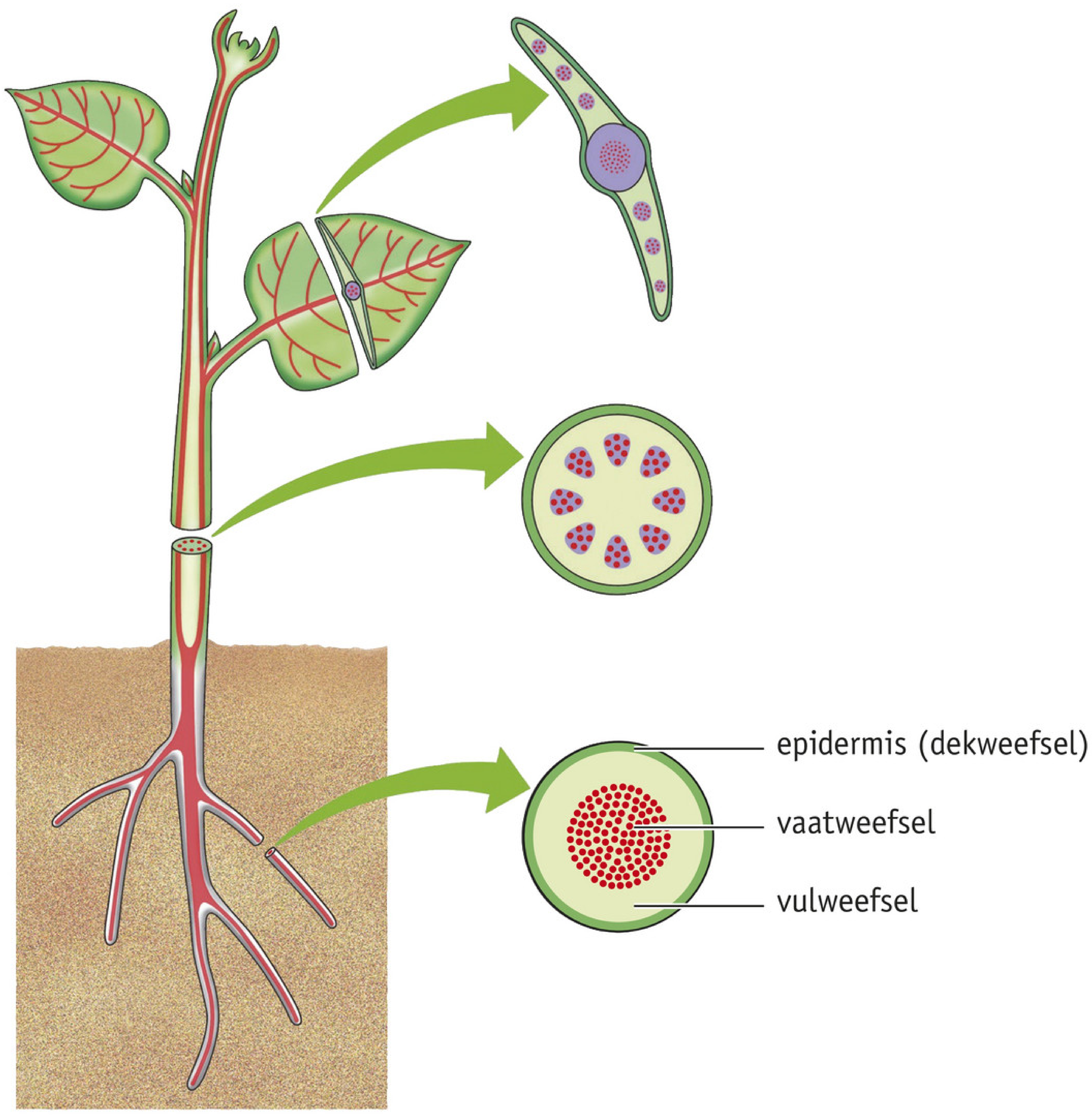
1 Bouw, groei en ontwikkeling

De oudste boom op aarde staat in Zweden en is 9550 jaar oud. De dikste, met een omtrek van 36 meter, staat in Mexico. En de hoogste boom vind je in Californië. Die is net zo hoog als de Dom in Utrecht: 115 meter.

BOUW

De wortel, de stengel en het blad zijn de organen van een zaadplant. Ze bestaan uit drie verschillende weefsels: dekweefsel, vaatweefsel en vulweefsel (zie afbeelding 1).

▶ **Afb. 1** Bouw van een plant.

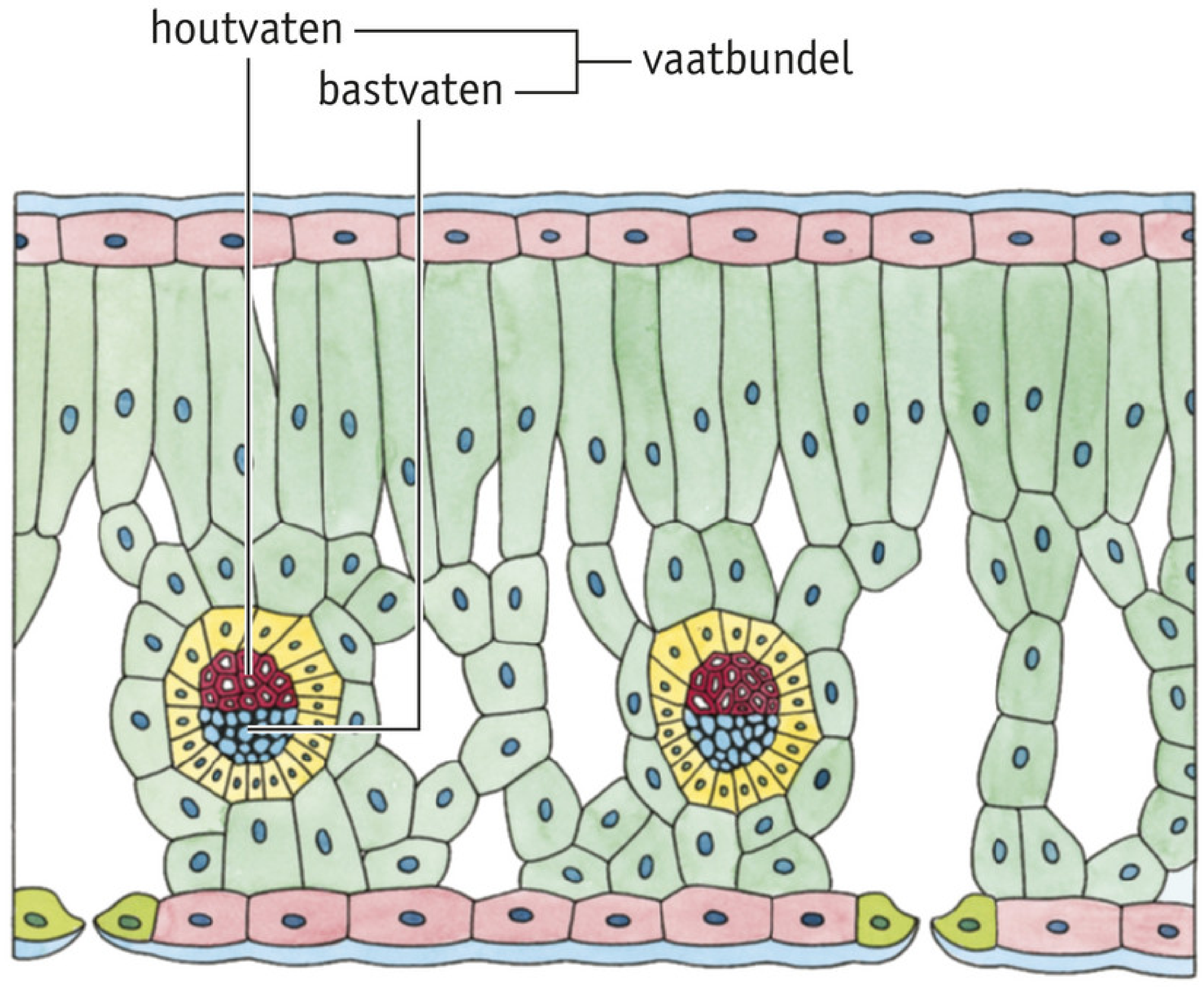


Het **dekweefsel** vormt de buitenzijde van een plant en beschermt tegen waterverlies en infecties. Het **vaatweefsel** komt in alle organen voor en bestaat voornamelijk uit transportvaten (houtvaten en bastvaten). In houtachtige stengels liggen de houtvaten in jaarringen. De bastvaten liggen eromheen. In kruidachtige stengels liggen de vaten bij elkaar in vaatbundels. In bladeren liggen de vaten in nerven (zie afbeelding 2). Het **vulweefsel** (ook wel grondweefsel genoemd) zit tussen het dekweefsel en het vaatweefsel en is betrokken bij fotosynthese, opslag en stevigheid.

▼ **Afb. 2** Hout- en bastvaten.



1 blad (schematisch)



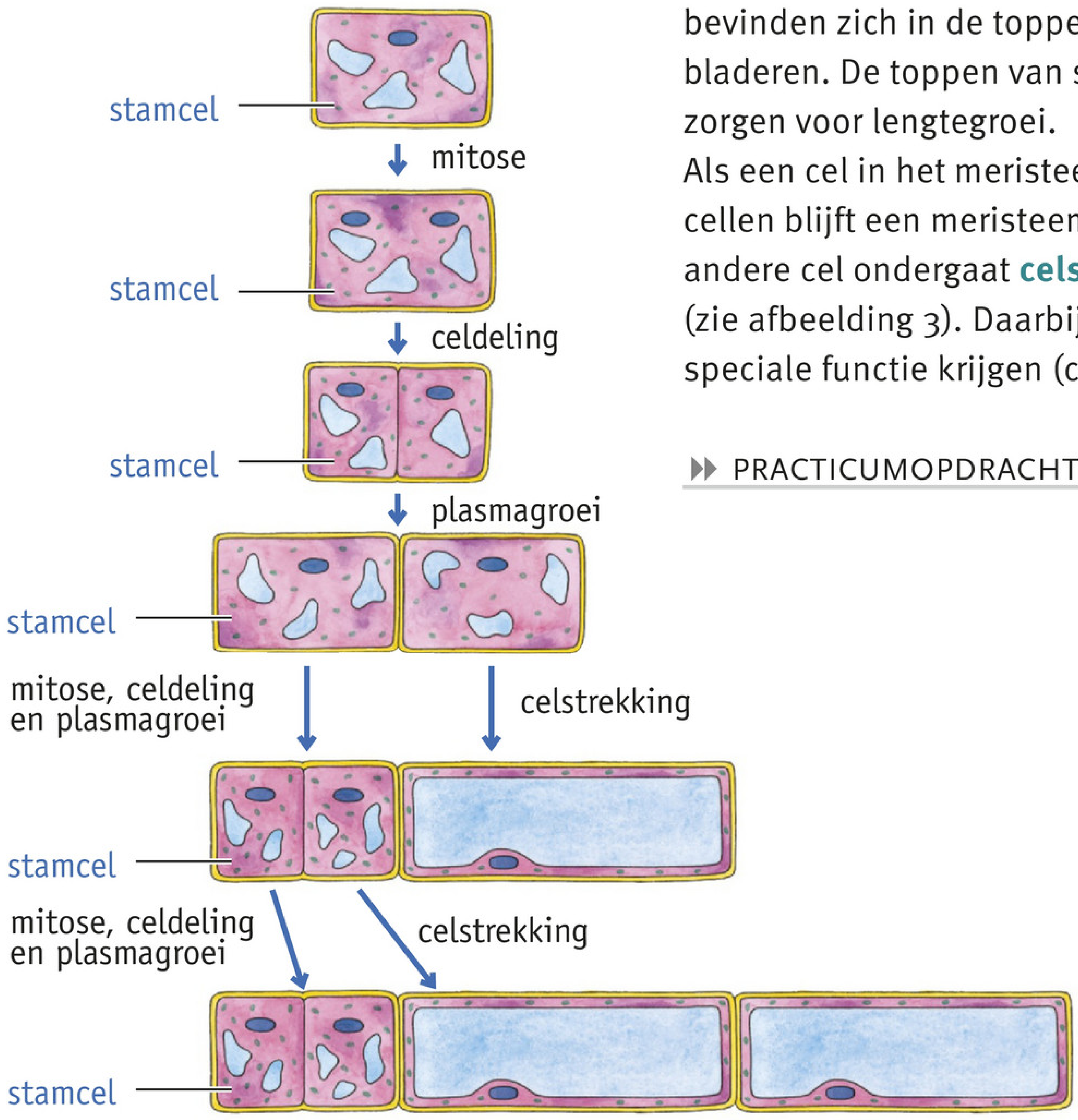
2 deel van een blad (dwarsdoorsnede, schematisch)

GROEI EN ONTWIKKELING

Planten groeien hun hele leven door, als de omstandigheden gunstig zijn. Er moeten bijvoorbeeld voldoende water en voldoende mineralen beschikbaar zijn. Verder zijn er voor groei zuurstof, koolstofdioxide, licht en een geschikte temperatuur nodig.

Tijdens de groei vinden er in een plant allerlei veranderingen plaats. Cellen kunnen zich specialiseren, waarbij ze van vorm veranderen. Organen kunnen veranderen en er kunnen nieuwe organen ontstaan. Al deze veranderingen noem je ontwikkeling.

▼ **Afb. 3** Mitose, celdeling, plasmagroei en celstrekking (schematisch).



Bij planten vinden delingen plaats in **meristemen** (deelweefsels). In het meristeem van een plant komen stamcellen voor (cellen die nog niet gedifferentieerd zijn). Dankzij deze stamcellen kunnen planten hun hele leven groeien. Meristemen bevinden zich in de toppen van wortels en stengels, in knoppen en in jonge bladeren. De toppen van stengels en wortels worden **groeipunten** genoemd en zorgen voor lengtegroei.

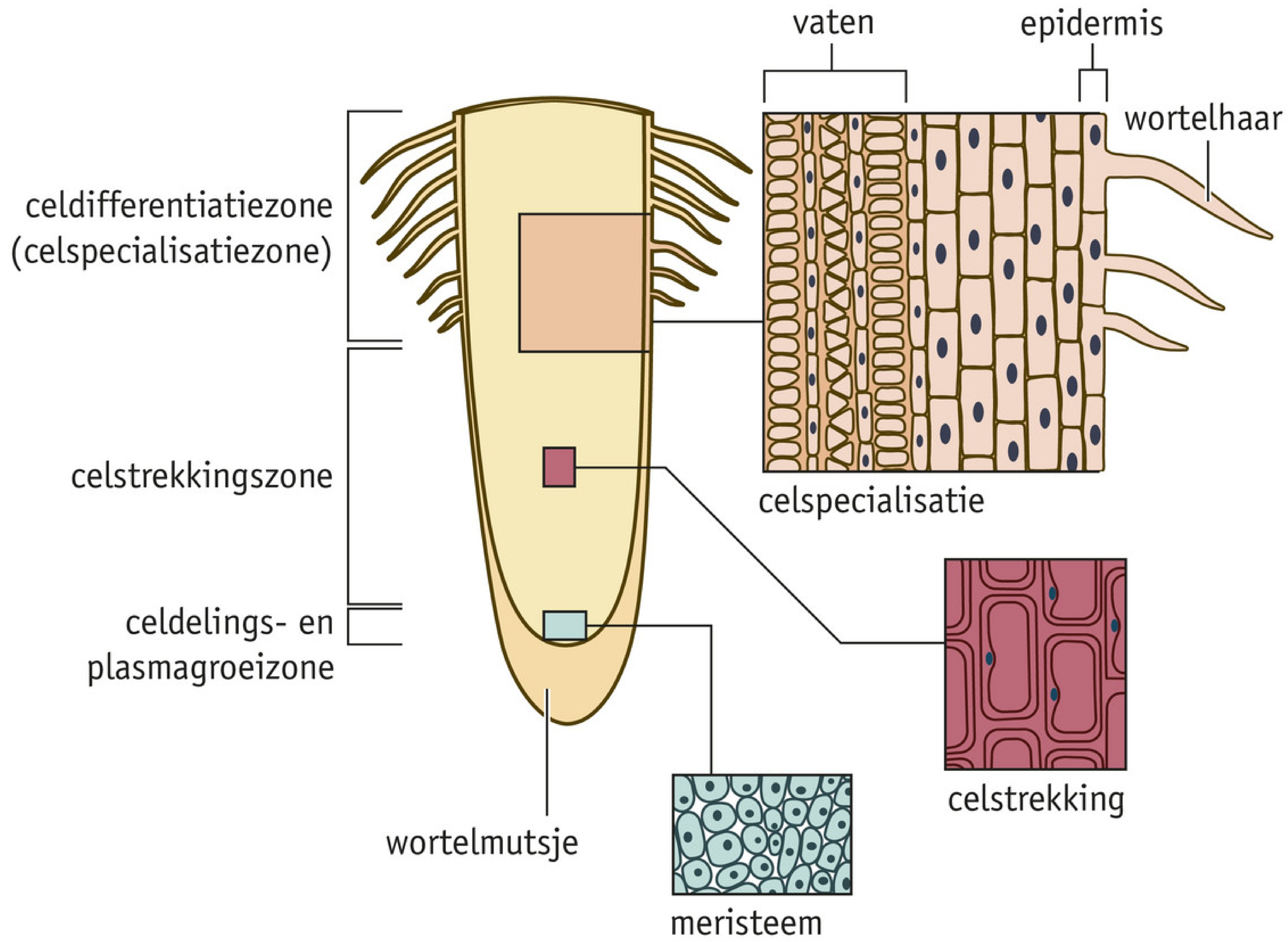
Als een cel in het meristeem zich deelt, ontstaan twee dochtercellen. Een van beide cellen blijft een meristeemcel en zal zich na verloop van tijd opnieuw delen. De andere cel ondergaat **celstrekking**, waarbij de cel groeit door opname van water (zie afbeelding 3). Daarbij kan de cel van vorm veranderen (celdifferentiatie) en een speciale functie krijgen (celspecialisatie).

▶▶ PRACTICUMOPDRACHT 1 EN 2

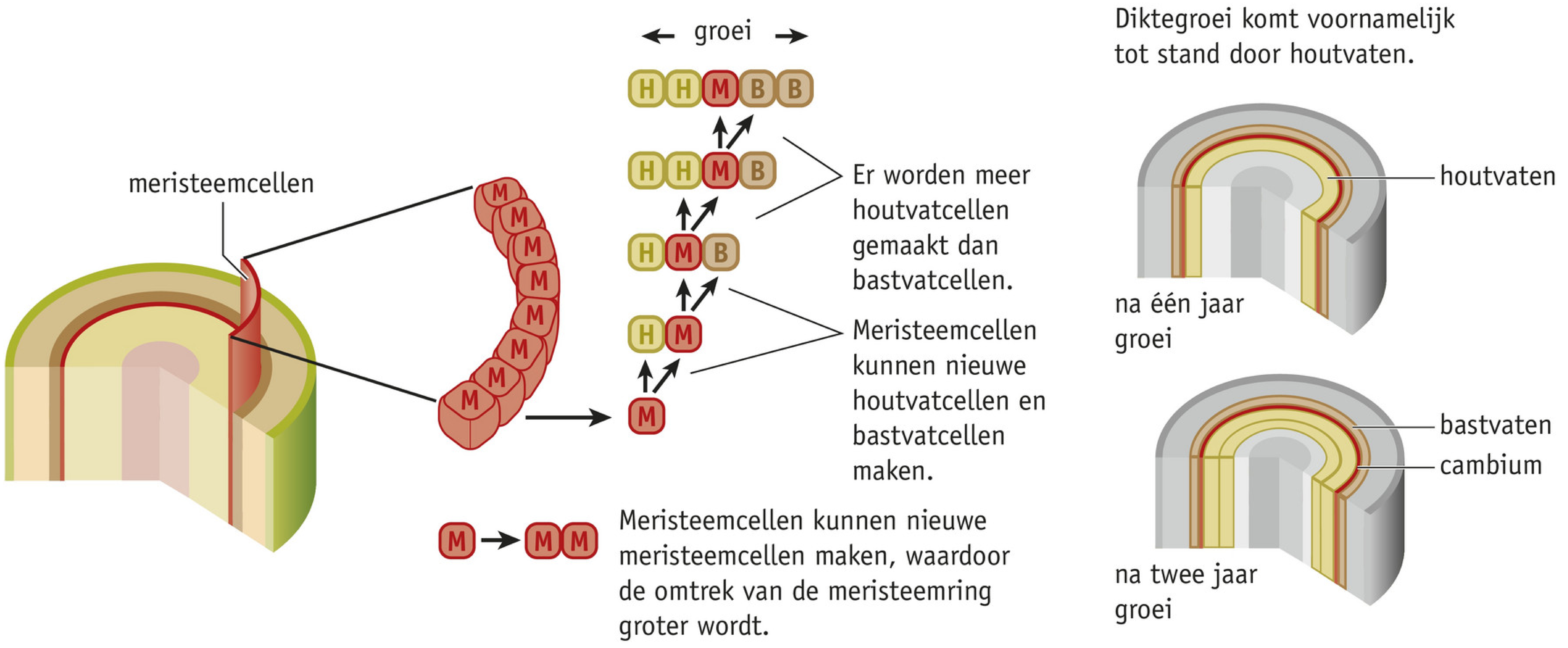
LENGTE- EN DIKTEGROEI

In houtachtige planten vindt zowel lengte- als diktegroei plaats. Lengtegroei vindt plaats in de jongste delen: de stengeltop en de worteltop (zie afbeelding 4). Diktegroei vindt vooral plaats in een ringvormig meristeem dat **cambium** heet (zie afbeelding 5). Planten groeien in de dikte doordat cellen in het cambium zich delen. Na elke deling blijft één van de twee dochtercellen in het cambium liggen; de andere komt erbuiten te liggen. Naar binnen toe vormt het cambium houtcellen en naar buiten toe bastcellen.

▶ **Afb. 4** Lengtegroei en celspecialisatie in een worteltop (schematisch).

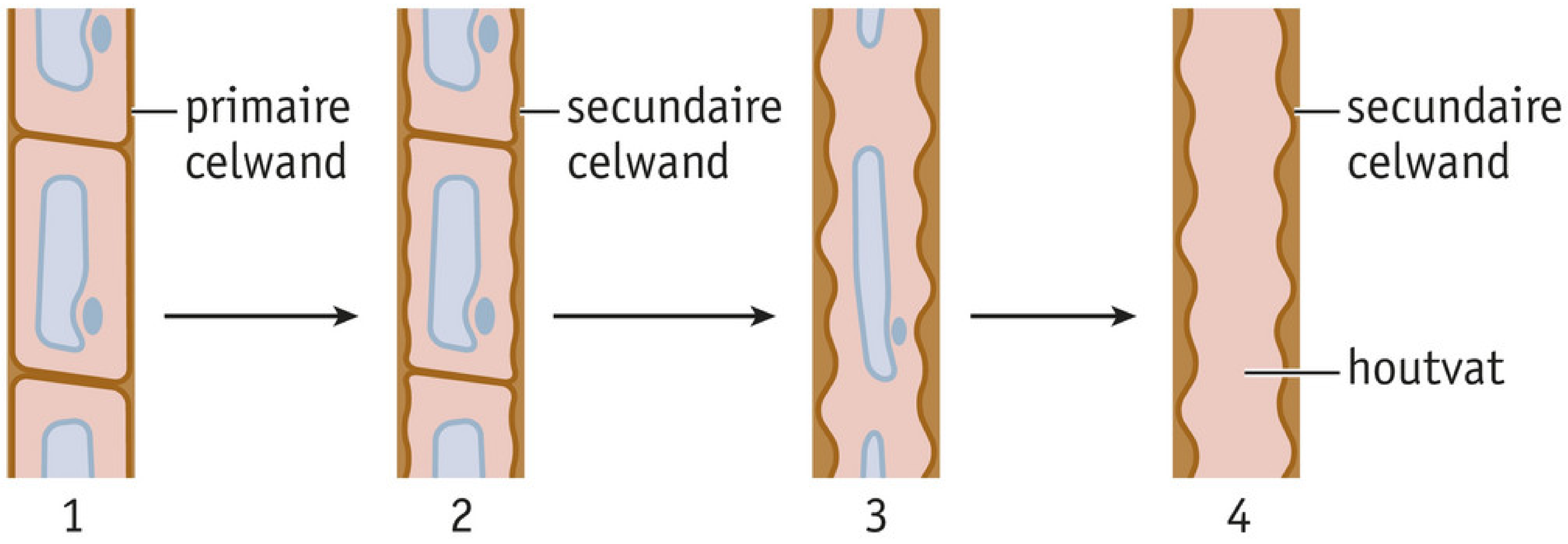


▼ **Afb. 5** Diktegroei: het ontstaan van houtcellen en bastcellen (schematisch).

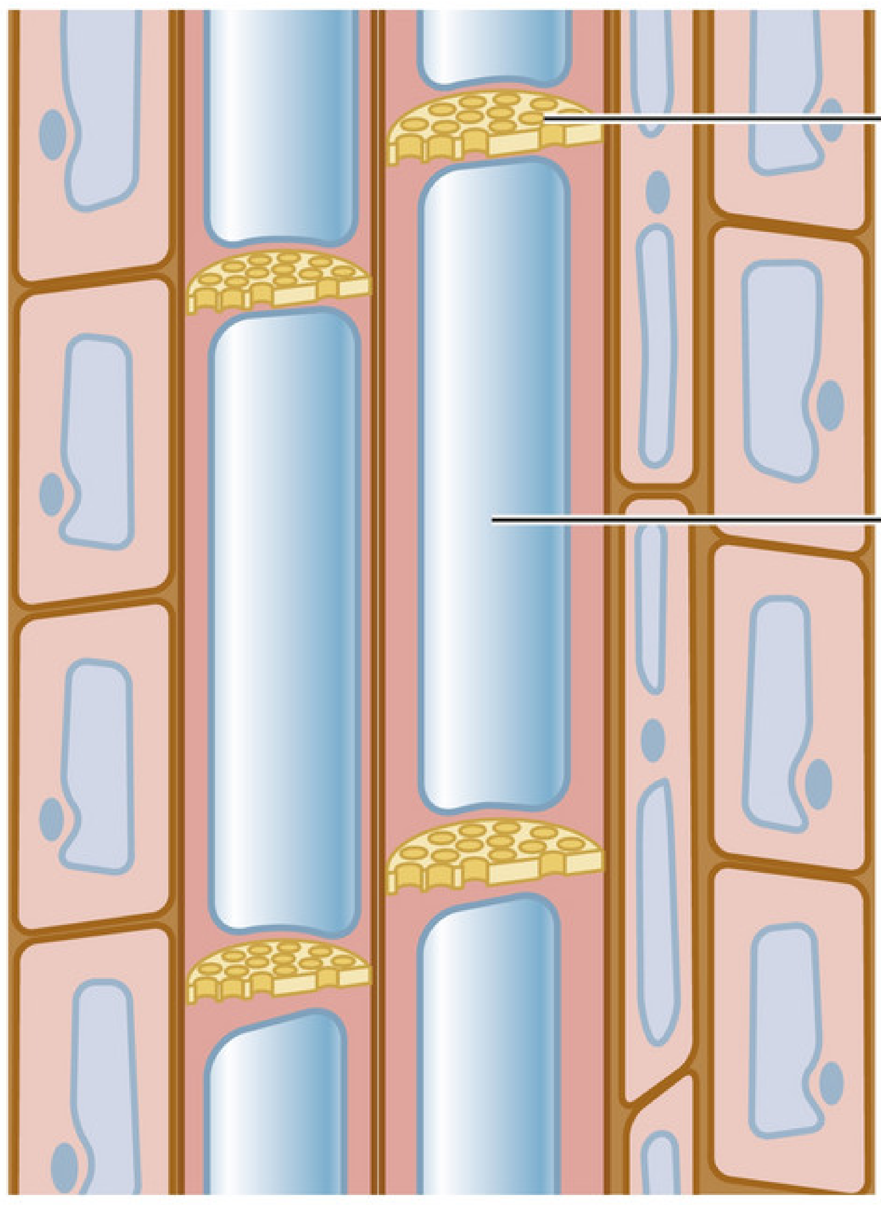


Houtvaten ontstaan uit boven elkaar gelegen houtcellen. De houtcellen zetten tegen de verticale primaire celwanden dikke secundaire celwanden af van cellulose en houtstof (lignine). De dwarswanden tussen boven elkaar liggende houtcellen verdwijnen onder invloed van enzymen en ten slotte verdwijnen ook de cellen zelf (zie afbeelding 6). Bij bastvaten verdwijnen de dwarswanden tussen de cellen niet, maar komen er openingen in (zeefplaat; zie afbeelding 7). De cellen verdwijnen niet, wel de celkernen. Daardoor leven bastvatcellen betrekkelijk kort. Dode bastvaten worden dichtgedrukt.

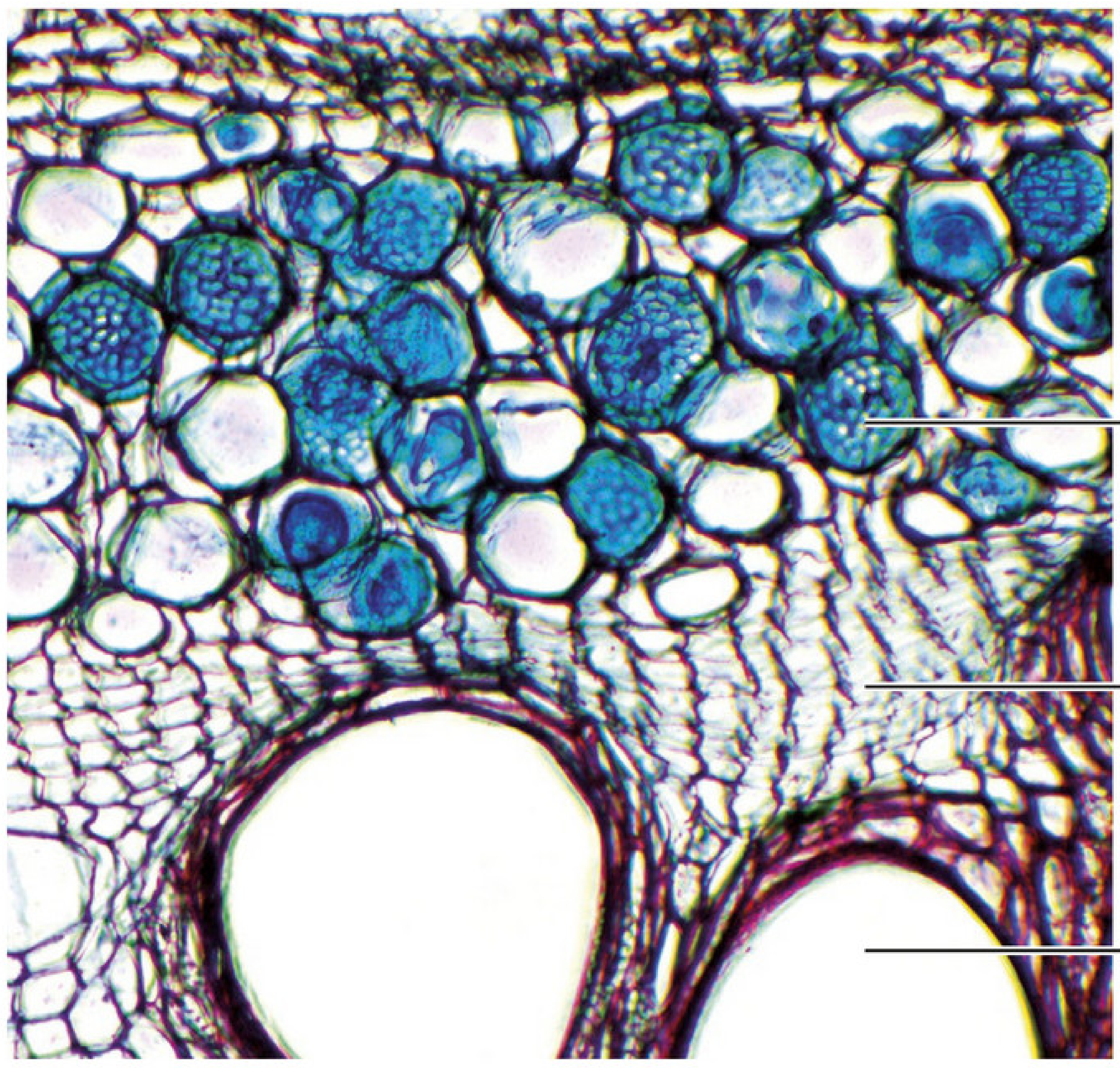
▶ **Afb. 6** Het ontstaan van een houtvat (lengtedoorsnede, schematisch).



▼ **Afb. 7** Bastvaten.

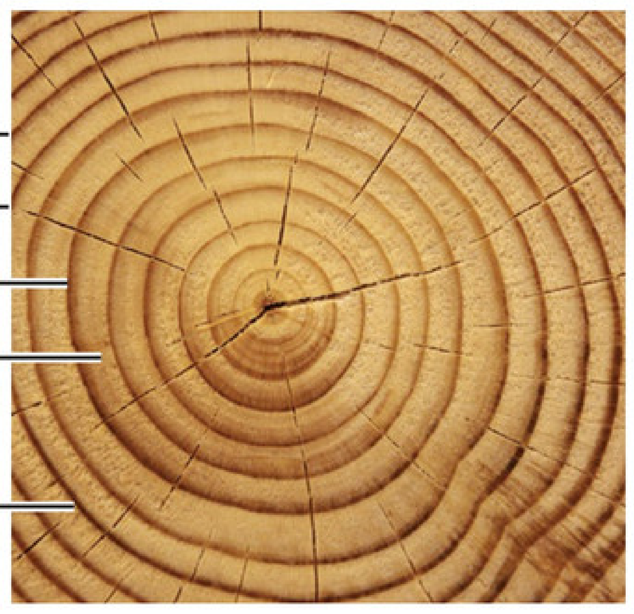


1 lengtedoorsnede (schematisch)



2 dwarsdoorsnede (microscopische foto)

▼ **Afb. 8** Jaarringen.



Uit het cambium ontstaan veel meer houtcellen dan bastcellen. Elk jaar ontstaat zo een laag hout en een dun laagje bast. Al het hout dat gedurende één jaar is gevormd, heet een **jaarring**. Jaarringen zijn zichtbaar doordat bomen en struiken in het voorjaar groeien en in de winter niet (zie afbeelding 8). In het voorjaar ontstaan wijde houtvaten met dunne wanden (voorjaarshout) die veel water en opgeloste stoffen kunnen vervoeren. In de zomer ontstaan steeds nauwere houtvaten met steeds dikkere wanden (zomerhout). De scherpe overgang tussen het donkere zomerhout en het lichte voorjaarshout is de **jaargrens**. In de bast zijn geen jaarringen te onderscheiden, doordat de bastvaten snel worden samengedrukt.

opdrachten

1 Anna heeft tien jaar geleden op 1 m hoogte haar naam in de stam van een boom gekerfd. Deze boom groeit in de lengte met een snelheid van 12 cm per jaar.

- **a** Hoe hoog verwacht je dat haar naam nu in de stam van de boom staat? Leg je antwoord uit.
- **b** De jaarringen in een boomstam zijn niet alle even dik (zie afbeelding 8). Waarmee hangt de dikte van een jaarring samen?
- **c** Hoe komt het dat het cambium bij de diktegroei niet scheurt?

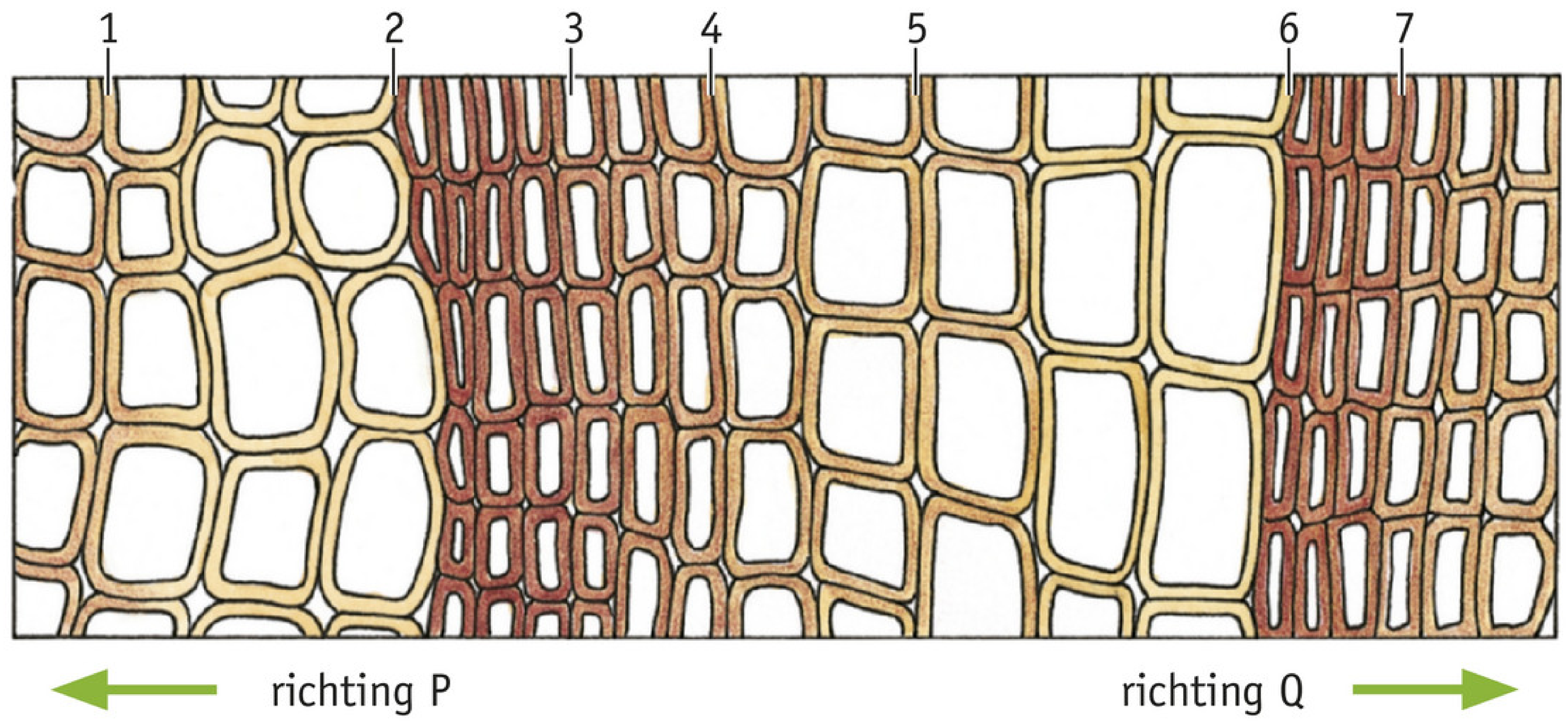
2 Met behulp van een houtboor werd een uitgeboorde kern van een nog levende boom bestudeerd. Van deze kern werd een schematische tekening gemaakt (zie afbeelding 9).

a Bij welke nummers bevinden zich jaargrenzen?

b De jaarring tussen deze jaargrenzen is in 2017 gevormd.
Bij welk nummer bevindt zich de jaarring die in 2016 is gevormd?

c In welke richting bevindt zich het midden van de stam? En in welke richting bevindt zich het cambium?

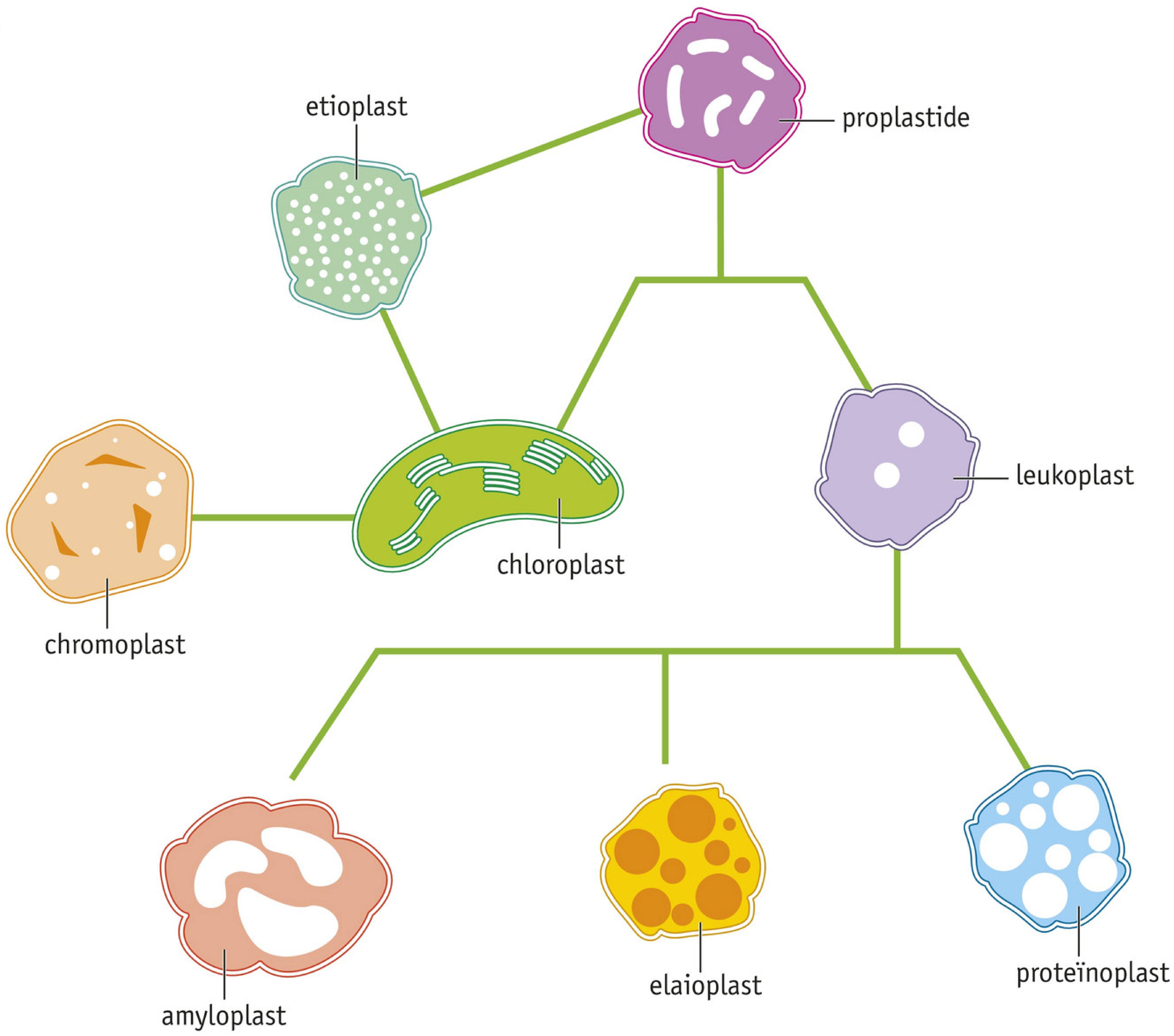
▶ **Afb. 9** Schematische tekening van een deel van een uitgeboorde kern.



PLASTIDEN

In cellen van planten en algen kunnen **plastiden** voorkomen: celorganellen die een functie hebben bij de fotosynthese, het lokken van insecten en het opslaan van reservestoffen. Plastiden worden gevormd uit proplastiden die zich, evenals stamcellen, bevinden in het meristeem (zie afbeelding 10).

▶ **Afb. 10** De vorming van plastiden.



In het donker worden etioplasten gevormd. Dit zijn bladgroenkorrels die nog niet aan licht zijn blootgesteld. In het licht ontstaan hieruit chloroplasten (bladgroenkorrels) die zorgen voor de groene kleur en belangrijk zijn voor de fotosynthese. Chromoplasten (kleurstofkorrels) hebben zich ontwikkeld uit chloroplasten. Een leukoplast is kleurloos en is gespecialiseerd in het opslaan van zetmeel (amyloplasten), olie (elaioplasten) of eiwitten (proteïnoplasten).

Plastiden kunnen, afhankelijk van de omstandigheden, in een ander type overgaan. Bij een aardappel die aan licht wordt blootgesteld, veranderen de amyloplasten in chloroplasten. Chloroplasten kunnen veranderen in leukoplasten of andersom. Bij een rijpende tomaat worden chloroplasten omgezet in rode chromoplasten.

opdracht

3 Door groei van een plant neemt het gewicht toe. Daarbij wordt een onderscheid gemaakt in de toename van drooggewicht en versgewicht. Het drooggewicht van een plant is het gewicht nadat alle water eraan is onttrokken.

- **a** Etioleren is een vorm van tuinbouw waarbij planten zoals witlof en asperge (zie afbeelding 11) zich in het donker ontwikkelen. Neemt bij tuinbouw in het donker het versgewicht van de planten toe? En het drooggewicht? Leg je antwoord uit.
- **b** Zal de gemiddelde cellengte van in het donker gekweekte planten groter of kleiner zijn dan die van de cellen in planten die in het licht zijn gekweekt? Leg je antwoord uit.
- **c** Bij welke planten neemt het versgewicht het snelst toe: bij planten die in het licht groeien of bij vergelijkbare planten die in het donker groeien? Leg je antwoord uit.
- **d** Wanneer witlof boven de grond komt, wordt het groen. Leg dat uit.




▶ **Afb. 11** Geëtioleerde planten.

CONTEXT Beroep

Dendrochronoloog

▼ **Afb. 12** Esther Jansma.



Esther Jansma is onderzoeker bij de Rijksdienst voor het Cultureel Erfgoed, wetenschappelijk directeur van de Stichting Nederlands centrum voor Dendrochronologie en bijzonder hoogleraar dendrochronologie aan de Universiteit Utrecht. Ze ontwikkelde een internationaal digitaal archief voor dendrochronologie.
Dendrochronologen dateren hout. Hiermee kun je de ouderdom van houten voorwerpen vaststellen. Aan de hand van een antiek kastje in haar huis legt Esther uit hoe het werkt. 'Met een scheermes maak je poeder van wat krijt, en dat klop je in de achterkant van het kastje. Zo zie je duidelijk de jaarringen in het hout. Aan de breedte van die ring kun je zien onder wat voor omstandigheden hij is gevormd.' Ze gaat langs de houtnerf met haar vinger. 'Dikke en dunne groeilaagjes, vertaald naar goed weer en minder goed weer, die samen een soort streepjescode vormen. De volgorde van het weer herhaalt zich niet: honderd jaar neerslag en temperatuur komen in die afwisseling maar één keer voor. De patronen van ringbreedten in bomen noemen we jaarringpatronen. En die kun je allemaal bij elkaar zetten: zo maak je een groeikalender die duizenden jaren kan teruggaan.'

opdrachten

4 Zoek op wat het doel is van de Rijksdienst voor het Cultureel Erfgoed.

5 Esther Jansma is naast dendrochronoloog ook bijzonder hoogleraar in de paleo-ecologie.
Zoek op wat paleo-ecologie inhoudt.

6 Leg uit dat het voor dendrochronologen belangrijk is dat het wortelstelsel nog aan de stam zit.

7 Vroeger werd er op houten panelen geschilderd. Soms is het moeilijk te achterhalen of het geschilderde werk van een meester of van een leerling is.
Leg uit hoe een dendrochronoloog dit soms wel kan bepalen.

8 Bomen en struiken groeien harder als de temperatuur hoger is.
Hoe kan dendrochronologie een bijdrage leveren aan klimaatonderzoek?

Leerdoelen

- Je kunt beschrijven hoe planten water met mineralen opnemen, transporteren en afgeven.
- Je weet hoe huidmondjes de gaswisseling van planten reguleren en dat de opname van koolstofdioxide in relatie staat met de afgifte van water.

2 Transport in planten

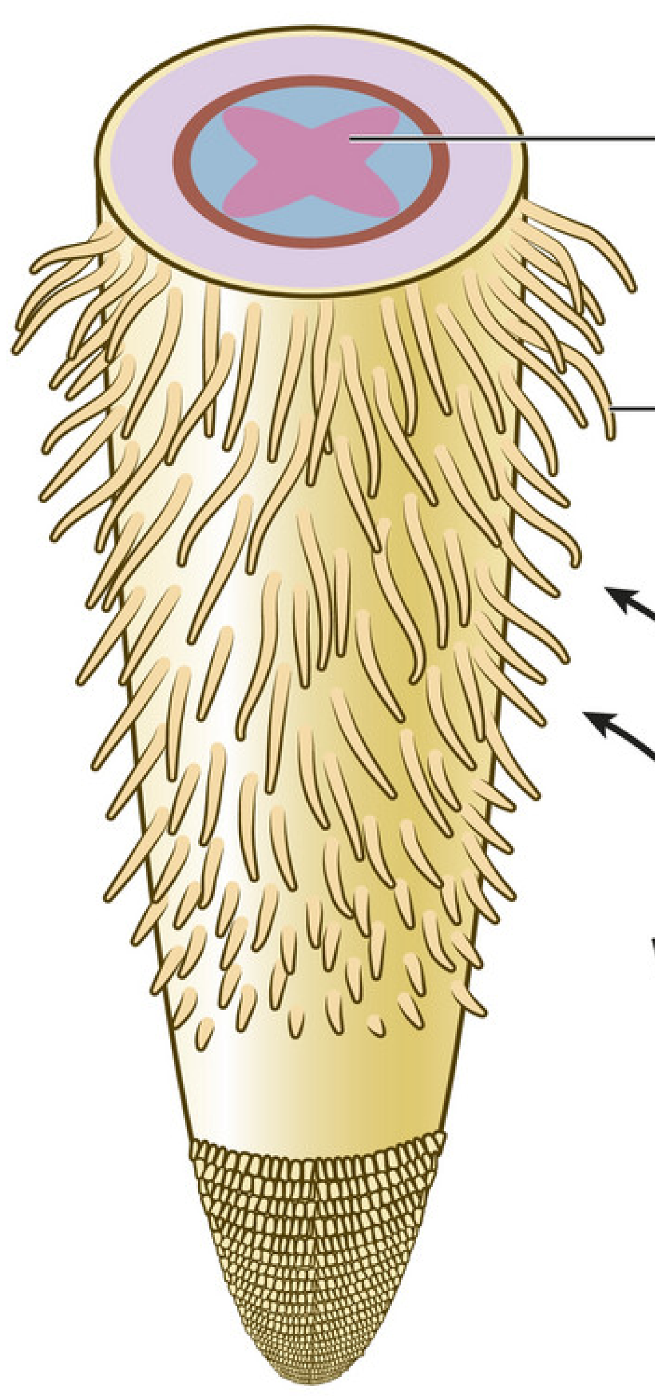
Een populier kan wel vijftienhonderd liter water per dag verbruiken. Dit water wordt allemaal door een natuurlijk pompsysteem omhooggewerkt. Dit systeem is echter niet grenzeloos. Daardoor kunnen bomen 'slechts' ongeveer honderddertig meter hoog worden.

Opname van water en mineralen

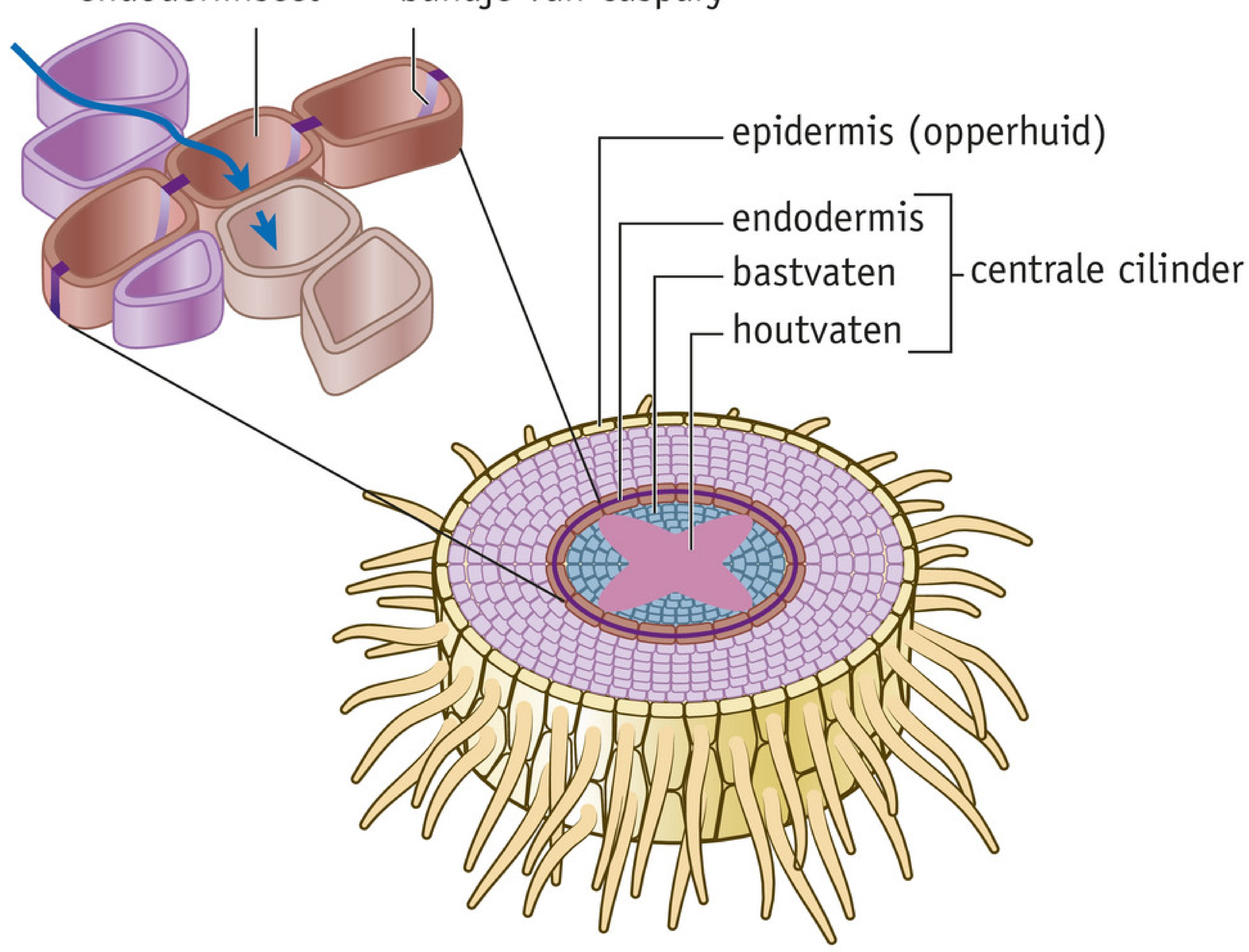
Het transport in zaadplanten vindt vooral plaats via houtvaten en bastvaten. De **houtvaten** vervoeren vooral water en zouten van de wortels via de stengels naar de bladeren. Dit is de anorganische sapstroom. **Bastvaten** vervoeren water en assimilatieproducten van de bladeren naar alle delen van de plant (de organische sapstroom).

Planten nemen via de wortels water en mineralen op. Dat gebeurt vooral via de worteluiteinden, waar cellen van de epidermis (opperhuid) zijn uitgegroeid tot **wortelharen**. Deze wortelharen zorgen voor fijne vertakkingen die het worteloppervlak sterk vergroten (zie afbeelding 13).

▼ **Afb. 13** Een jonge wortel (schematisch).



1 buitenaanzicht

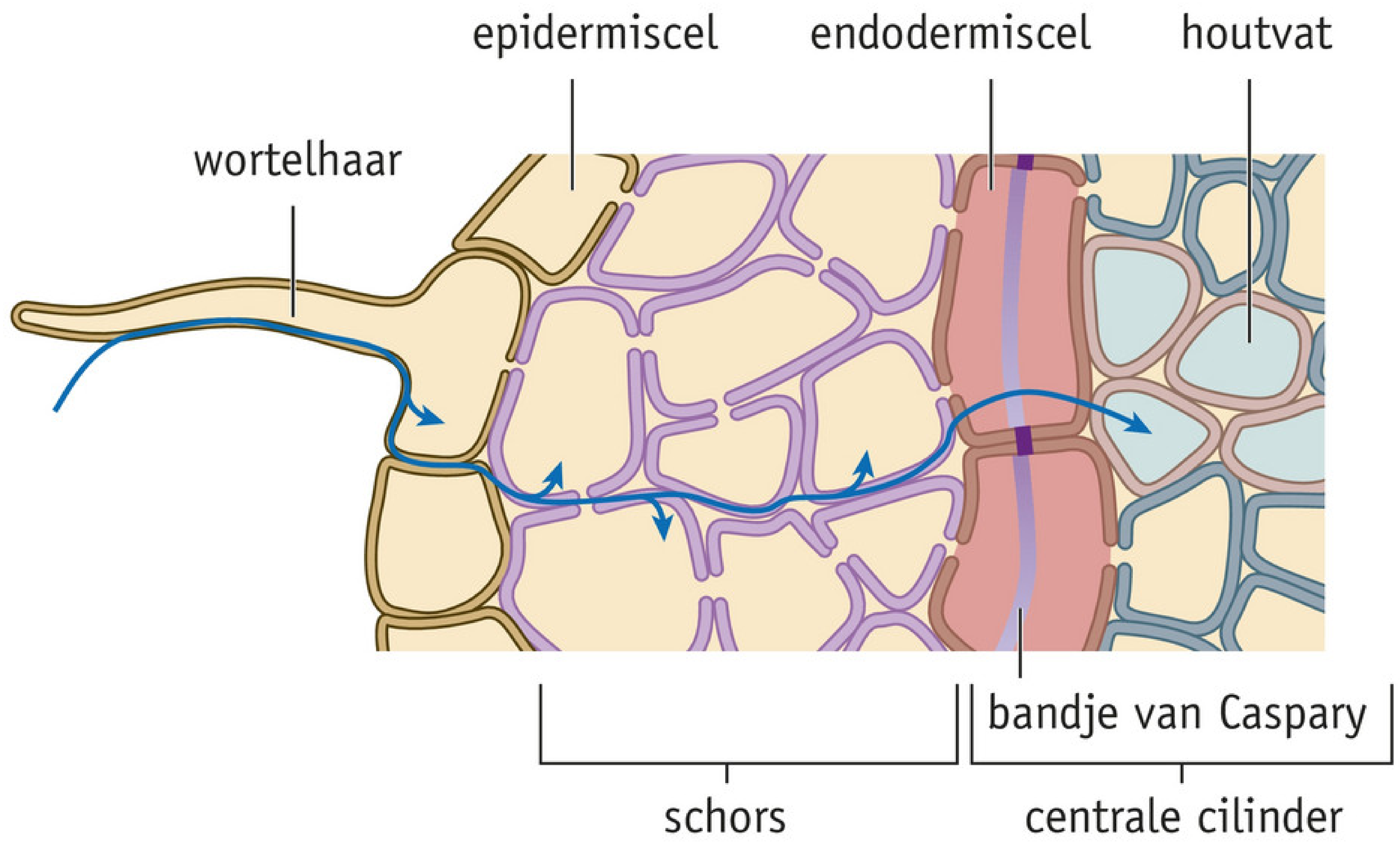


2 doorsnede

De houtvaten en bastvaten liggen in de **centrale cilinder**. De buitenste laag cellen van de centrale cilinder heet de **endodermis**. Deze zorgt voor de selectieve opname van mineralen.

Water met opgeloste mineralen wordt via de wortelharen opgenomen uit de bodem en diffundeert via de schors naar de endodermis. Dit gebeurt voornamelijk via de celwanden (zie afbeelding 14).

▶ **Afb. 14** Opname van water en zouten (schematisch).



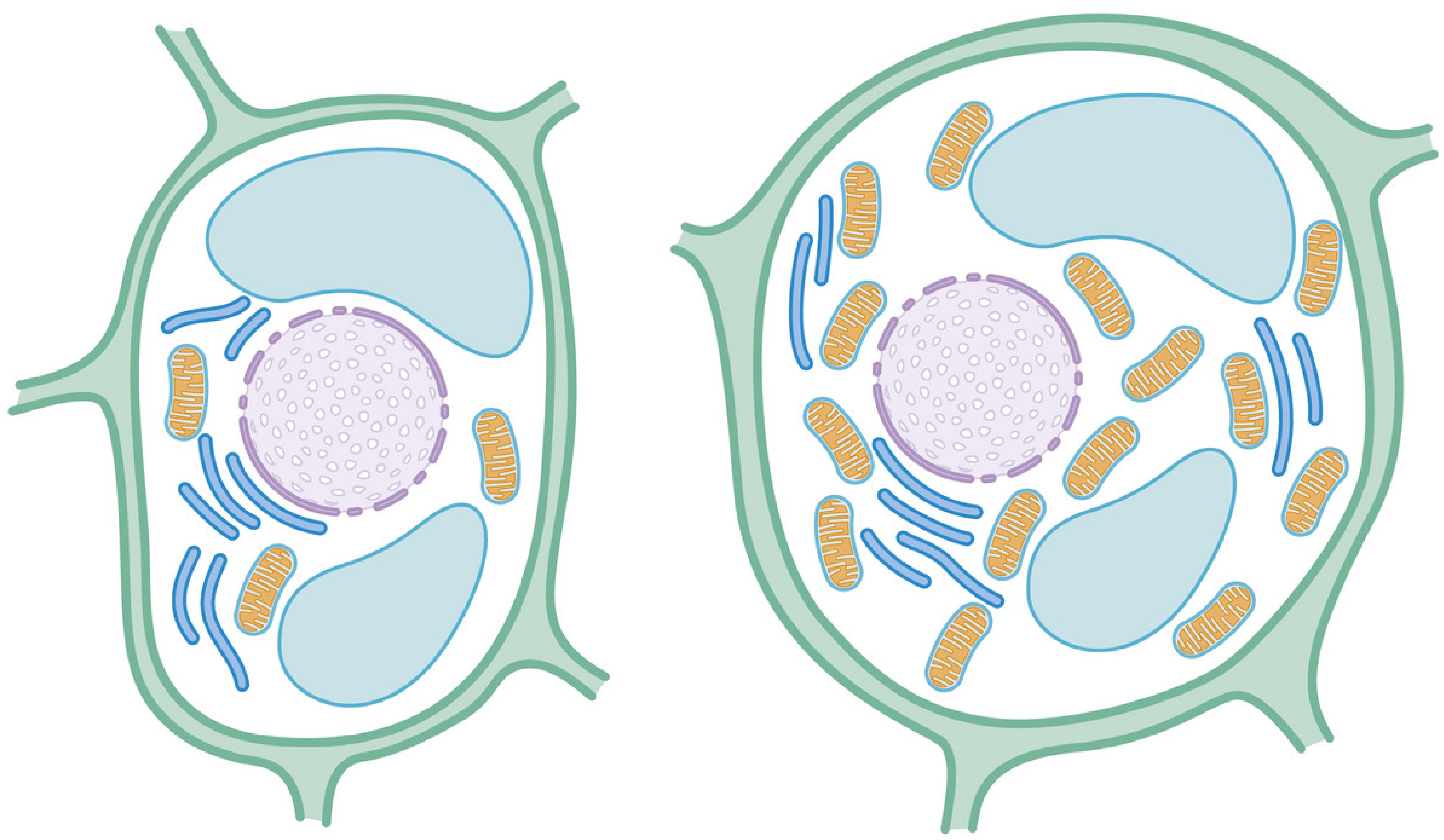
Deze zijn permeabel (doordringbaar) voor water en mineralen. In de celwanden van endodermiscellen bevindt zich het bandje van Caspary, dat impermeabel (ondoordringbaar) is voor water en mineralen. Dit bandje ligt in de zijkant, onderkant en bovenkant van de celwand (zoals het cement van een gemetselde muur). De enige manier om deze barrière tussen schors en centrale cilinder te passeren, is via de celwand aan de kant van de schors.
Het celmembraan van de endodermiscellen transporteert actief mineralen van de wortelschors naar de centrale cilinder. Daardoor wordt de osmotische waarde in de centrale cilinder hoger dan die in de schors. Door osmose diffundeert er vervolgens water naar de centrale cilinder. De bandjes van Caspary verhinderen dat het water met opgeloste mineralen vanuit de centrale cilinder kan terugstromen naar de schors. Het water met de opgeloste mineralen stijgt daardoor in de houtvaten. Dit verschijnsel wordt **worteldruk** genoemd.

▶▶ PRACTICUMOPDRACHT 3

opdrachten

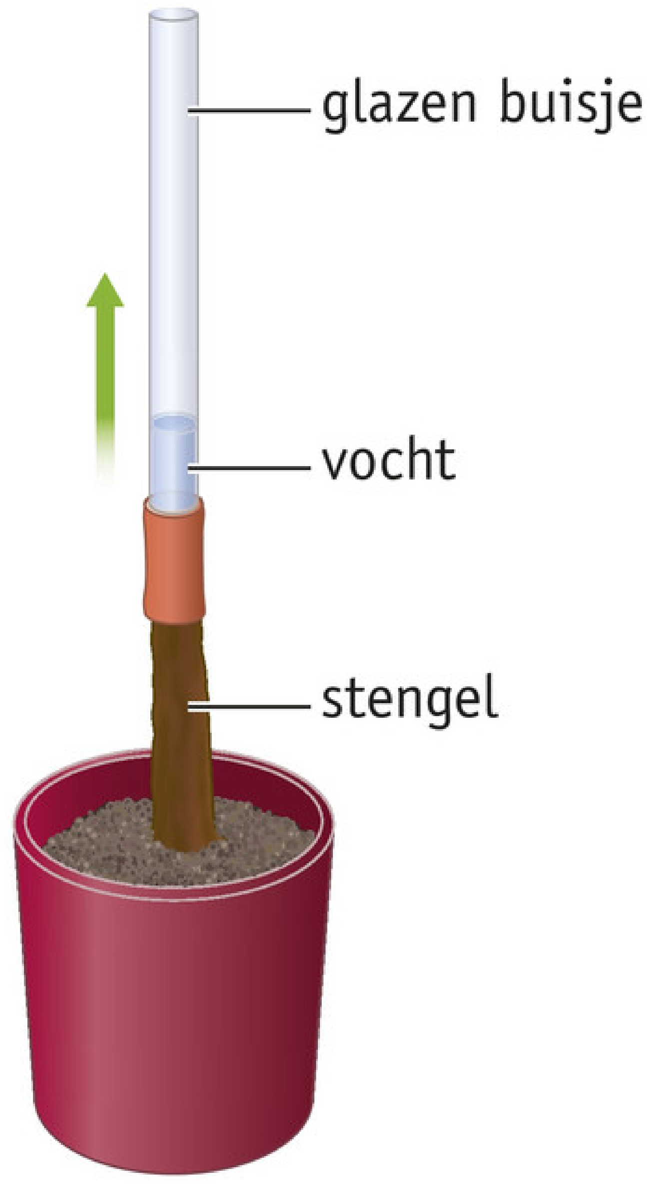
9 Afbeelding 15 is een schematische tekening van twee cellen van een wortel. Welke cel is een endodermiscel? Leg uit waaraan je dit kunt zien.

▶ **Afb. 15** Cellen in de wortel.



1 2

▼ **Afb. 16** Proefopstelling.



10 In afbeelding 16 is een proefopstelling getekend waarmee worteldruk kan worden aangetoond. Het vocht in het glazen buisje stijgt.

a Stel dat de aarde in de pot geen mineralen bevat.
Zal dan hetzelfde resultaat optreden? Leg je antwoord uit.

b Stel dat de aarde in de proefopstelling doordrenkt is met water.
Zal dan hetzelfde resultaat optreden? Leg je antwoord uit.

WATERPOTENTIAAL

Water in een cel met een lage osmotische waarde verplaatst zich via een celmembraan naar een aanliggende cel met een hogere osmotische waarde. Waterverplaatsing in een cel hangt ook af van de druk in een cel (turgor). Bij gelijke osmotische waarde zal water in een cel met hoge druk zich verplaatsen naar een cel met een lagere druk. De verplaatsing van water in planten en dieren wordt verklaard en bepaald met de **waterpotentiaal**. Deze is onder andere afhankelijk van de osmotische druk en de turgordruk en wordt weergegeven met de formule:

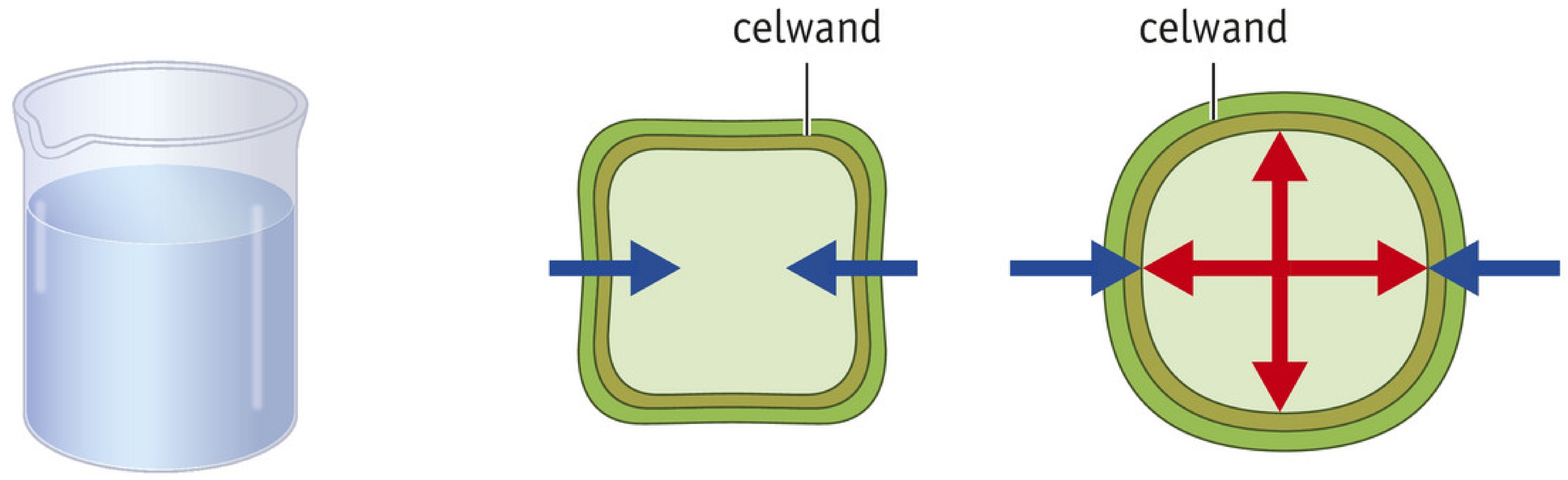
$$\psi_w = \psi_s + \psi_p$$

Hierin is:
ψ_w = waterpotentiaal
ψ_s = osmotisch potentiaal
ψ_p = drukpotentiaal (turgordruk)

De waterpotentiaal wordt uitgedrukt in de eenheid megapascal (MPa). De waterpotentiaal van zuiver water bij een druk van 1 atmosfeer (atm) is 0 MPa. Het oplossen van stoffen in water bij 1 atm verlaagt de waterpotentiaal en maakt ψ_s negatief, terwijl de toename van de druk de waterpotentiaal verhoogt (maakt ψ_p positief). Naarmate de concentratie opgeloste stof lager is en de druk in de oplossing hoger, is de waterpotentiaal van die oplossing hoger. Uit de formule blijkt verder dat twee oplossingen met verschillende concentraties dezelfde waterpotentiaal kunnen hebben. De druk in deze oplossingen is dan verschillend.

Water beweegt van een hogere waterpotentiaal naar een lagere waterpotentiaal. Oplossingen in levende cellen hebben een negatieve waterpotentiaal ten opzichte van zuiver (gedestilleerd) water. Watermoleculen stromen dan van zuiver water naar de cel. Doordat meer water de cel binnenstroomt, zal de osmotische waarde in de cel afnemen en de druk toenemen. Dit zal net zolang doorgaan totdat de waterpotentiaal binnen en buiten de cel gelijk is geworden (zie afbeelding 17).

▶ **Afb. 17** Waterpotentiaal.



gedestilleerd water	plantencel direct nadat deze in gedestilleerd water is gelegd	plantencel nadat deze een tijd in gedestilleerd water heeft gelegen
$\Psi p = 0$	$\Psi p = 0$	$\Psi p = +1{,}8$
$+\ \Psi s = 0$	$+\ \Psi s = -2$	$+\ \Psi s = -1{,}8$
$\Psi w = 0$	$\Psi w = -2$	$\Psi w = 0$

opdrachten

11 Een plantencel wordt in zuiver (gedestilleerd) water gelegd. De druk in de cel is 0,3 MPa en de druk van de opgeloste deeltjes in de cel is –0,163 MPa. Leg met behulp van een berekening uit hoe het water zich verplaatst.

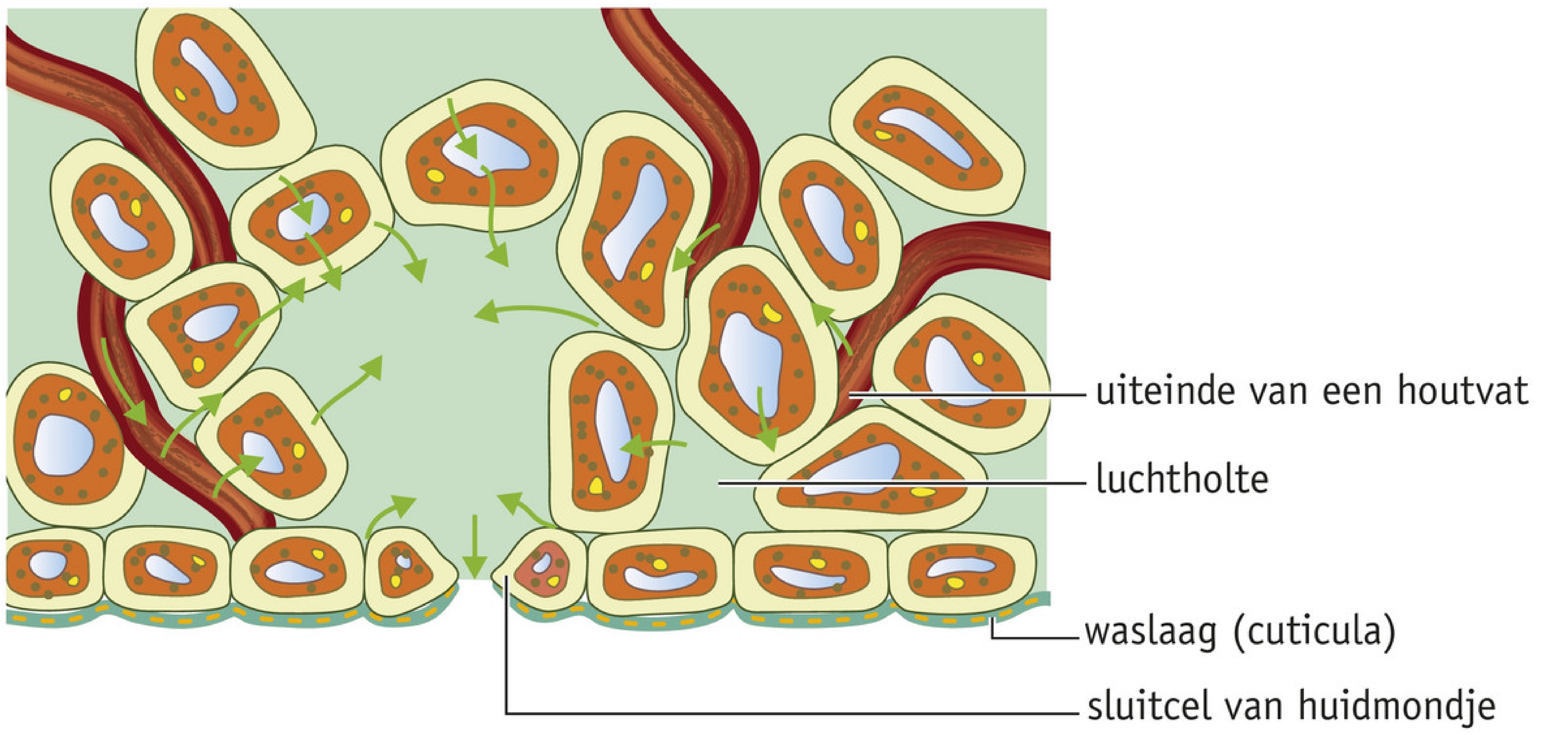
12 In de winter wordt zout gestrooid op de wegen. Leg uit hoe dit de wateropname van bermplanten beïnvloedt.

STIJGENDE SAPSTROOM IN HOUTVATEN

Het water met opgeloste mineralen gaat van de houtvaten in de centrale cilinder en de stengel naar de nerven van bladeren. De houtvaten vertakken zich door het gehele blad, waardoor dicht bij elke cel een houtvat ligt.
Het transport in houtvaten is voornamelijk het gevolg van verdamping van water uit de bladeren en van capillaire werking. De capillaire werking is mogelijk doordat de houtvaten nauw zijn. Watermoleculen trekken elkaar aan met **cohesiekrachten** en de watermoleculen 'plakken' aan de celwanden door **adhesiekrachten**. De cohesie- en adhesiekrachten zijn samen groter dan de zwaartekracht, waardoor het water omhoog wordt getransporteerd. Het watertransport wordt ook beïnvloed door een verschil in waterpotentiaal aan beide uiteinden van de houtvaten. Dat verschil ontstaat onder andere door verdamping van water uit de bladeren. Hierbij diffundeert waterdamp uit de luchtholten en intercellulaire ruimten van bladeren naar buiten via de **huidmondjes** (kleine openingen in de epidermis van blad of stengel). Daardoor zal water verdampen in de celwanden die grenzen aan de luchtholten (zie afbeelding 18). Dit water wordt door capillaire werking aangevuld vanuit de houtvaten in het blad en uiteindelijk vanuit de houtvaten in de stengel(s) en wortels.
Door verdamping ontstaat boven in de houtvaten een onderdruk, waardoor water door de houtvaten wordt gezogen. Je kunt dit vergelijken met het zuigen door een rietje. Deze stroming van water wordt de **verdampingsstroom** genoemd.

▶▶ PRACTICUMOPDRACHT 4

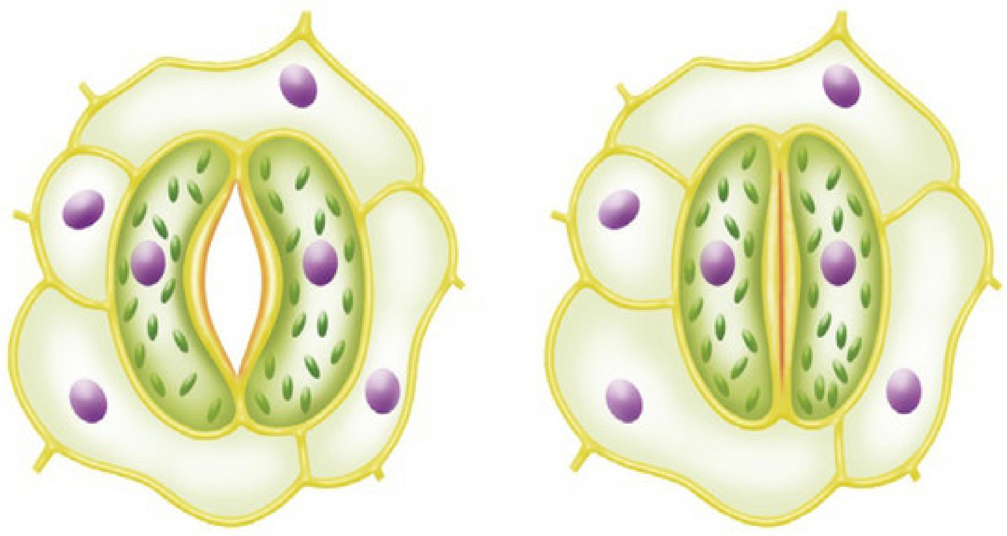
▶ **Afb. 18** Verdamping uit een deel van een blad (schematisch).



REGELING VAN DE VERDAMPING

Planten kunnen hun waterbehoefte regelen door de huidmondjes te openen of te sluiten. 's Nachts zijn vrijwel alle huidmondjes gesloten. Bij droge omstandigheden kunnen de huidmondjes ook overdag worden gesloten.
Het openen en sluiten van de huidmondjes gebeurt door een vormverandering van de **sluitcellen** (zie afbeelding 19). Als de turgor van de sluitcellen door watertekort afneemt, veranderen de sluitcellen zodanig van vorm dat de opening

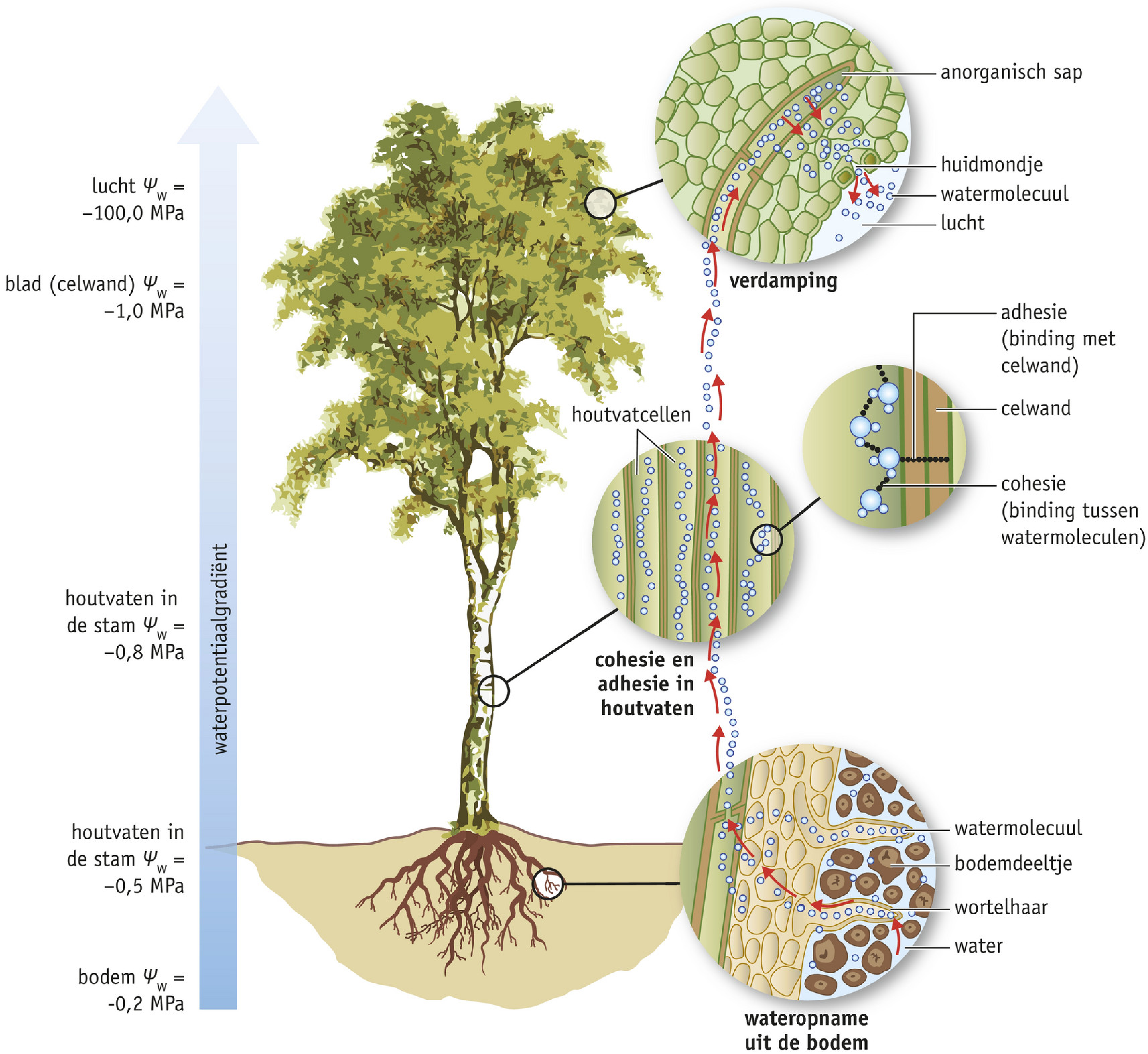
▼ **Afb. 19** Huidmondje (schematisch).



tussen de sluitcellen kleiner wordt en het huidmondje ten slotte dichtgaat. De plant zal daardoor minder vocht verliezen. Als de turgor van de sluitcellen door voldoende water toeneemt, wordt de opening tussen de sluitcellen groter, waardoor het huidmondje opengaat. De turgor van de sluitcellen is afhankelijk van de osmotische waarde van het vacuolevocht. De turgorveranderingen treden niet alleen op door verdamping, maar ook onder invloed van licht en door een verandering in het CO_2-gehalte van de sluitcellen.

Doordat de worteldruk water maar enkele meters kan laten stijgen, speelt deze bij naaldbomen en bij loofbomen in de zomer een geringe rol. Het opwaartse transport van water en mineralen komt dan vooral tot stand door verdamping van water door de bladeren (zie afbeelding 20). In het voorjaar speelt de worteldruk bij loofbomen een grotere rol. Er zijn dan nog geen bladeren die de opwaartse sapstroom in stand kunnen houden.

▼ **Afb. 20** Opwaartse sapstroom.



opdrachten

13 Een maïsplant wordt na ongeveer vier maanden geoogst. Gedurende deze maanden heeft de plant minstens 60 L water opgenomen. De maïsplant weegt echter veel minder dan 60 kg.

- **a** Wat is er met het grootste deel van het water gebeurd?
- **b** Geef twee andere processen waarvoor water is gebruikt.
- **c** Bij maïs wordt 's nachts het watertransport voornamelijk veroorzaakt door worteldruk. Leg uit hoe dat komt.

14 Veel struiken mag je niet in het voorjaar snoeien, omdat ze dan 'doodbloeden'.

- **a** Leg uit wat er dan gebeurt.
- **b** Is de stijgende sapstroom een actief of een passief proces? Leg je antwoord uit.
- **c** Watertransport in een plant kun je zien als een fysiologisch of als een fysisch verschijnsel. Leg dit uit.

TRANSPORT IN BASTVATEN

Bastvaten transporteren organische producten van de fotosynthese door de gehele plant. Sap in de bastvaten bevat voornamelijk suiker (de disacharide sacharose). De concentratie sacharose kan soms wel 30% zijn. Daarnaast bevat bastsap ook andere stoffen, zoals mineralen, aminozuren en hormonen.

In tegenstelling tot de eenrichtingsstroom van de houtvaten van wortel naar blad, is de richting van de bastvatensapstroom variabel. De stroom gaat van een suikerbron naar plaatsen waar de suiker nodig is of waar die wordt opgeslagen. Bladeren, maar ook stengels zijn voorbeelden van een suikerbron. Daar wordt suiker gemaakt door ofwel fotosynthese ofwel de afbraak van zetmeel.
Suiker wordt vervolgens via bastvaten vervoerd en opgeslagen in vruchten in de vorm van fructose en in groeipunten van wortels en stengels in de vorm van zetmeel. Als in het voorjaar de zetmeelvoorraad in bijvoorbeeld de wortels wordt afgebroken tot suiker, is het een suikerbron. Suiker wordt dan weggevoerd via de vaten naar groeiende delen, zoals knoppen.

opdrachten

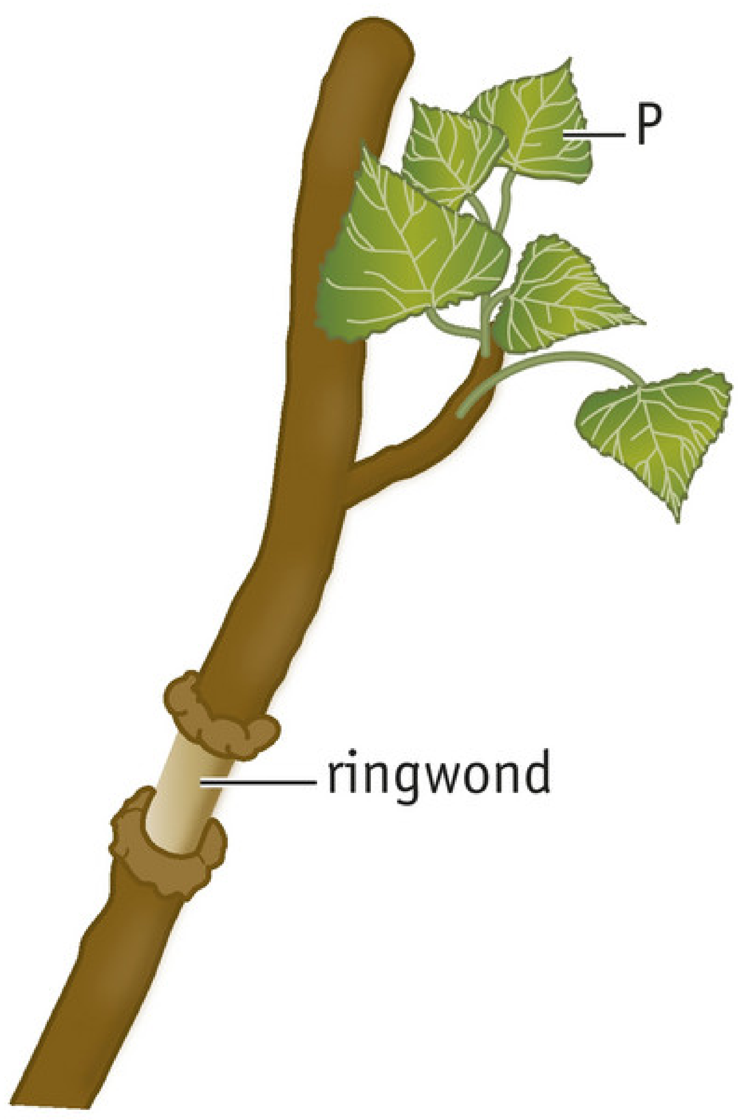
15 In de Verenigde Staten en in Canada wint men in het voorjaar, als de knoppen uitlopen, sap van de suikeresdoorn (*Acer saccharum*). Het suikerrijke vocht wordt verwerkt tot esdoornsiroop.

- **a** Een toerist koopt in de zomer van 2017 esdoornsiroop die is gemaakt van sap dat in het voorjaar van 2017 is gewonnen.
 Wanneer is de koolstof voor de suikermoleculen in deze siroop door fotosynthese vastgelegd?
- **b** Via welke vaten is het vocht met de suikermoleculen naar buiten gestroomd?

▼ **Afb. 21** Samenstelling van sap uit een bastvat (gemiddeld).

Stof	Concentratie (g/L)
Sacharose	93,0
Aminozuren	5,2
Mineralen	4,49
Eiwitten	1,8
ATP	0,3
Plantenhormoon	0,00002
Overig	5,20998
Totaal aan droge stof	110,0

▼ **Afb. 22** Ringwondproef.



▶ **Afb. 23** Verband tussen de CO_2-concentratie in de lucht en het aantal huidmondjes per mm².

16 Bij een onderzoek naar de samenstelling van bastvatsap wordt gebruikgemaakt van bladluizen. Bladluizen zuigen bastvatsap uit planten. Wanneer het lichaam van de bladluis wordt gescheiden van de zuigbuis (die in het blad achterblijft), wordt via de zuigbuis bastvatsap naar buiten geperst.

a Bladluizen zitten vooral aan de onderzijde van bladeren tegen de nerven en op stengels.
Leg uit waarom ze vooral op deze plaatsen zitten. Gebruik hiervoor je *Binas*.

b Bladluizen zuigen meer bastvatsap op dan ze nodig hebben voor hun suikervoorziening. Ze persen via de anale opening overtollig suikervocht weg.
Dit verschijnsel hangt samen met hun eiwitvoorziening. Leg dat uit met behulp van afbeelding 21.

17 Onderzoeker Marcello Malpighi voerde in de zeventiende eeuw een ringwondproef uit, waarbij in de zomer een stuk bast rondom een takje van een boom werd weggesneden (zie afbeelding 22). Als gevolg hiervan verdikte het weefsel boven de ring.

a Malpighi voerde de ringwondproef ook uit in de winter.
Vond er wel of geen verdikking boven de ring plaats? Leg je antwoord uit.

b Kunnen water en zouten uit de bodem blad P bereiken? Leg je antwoord uit.

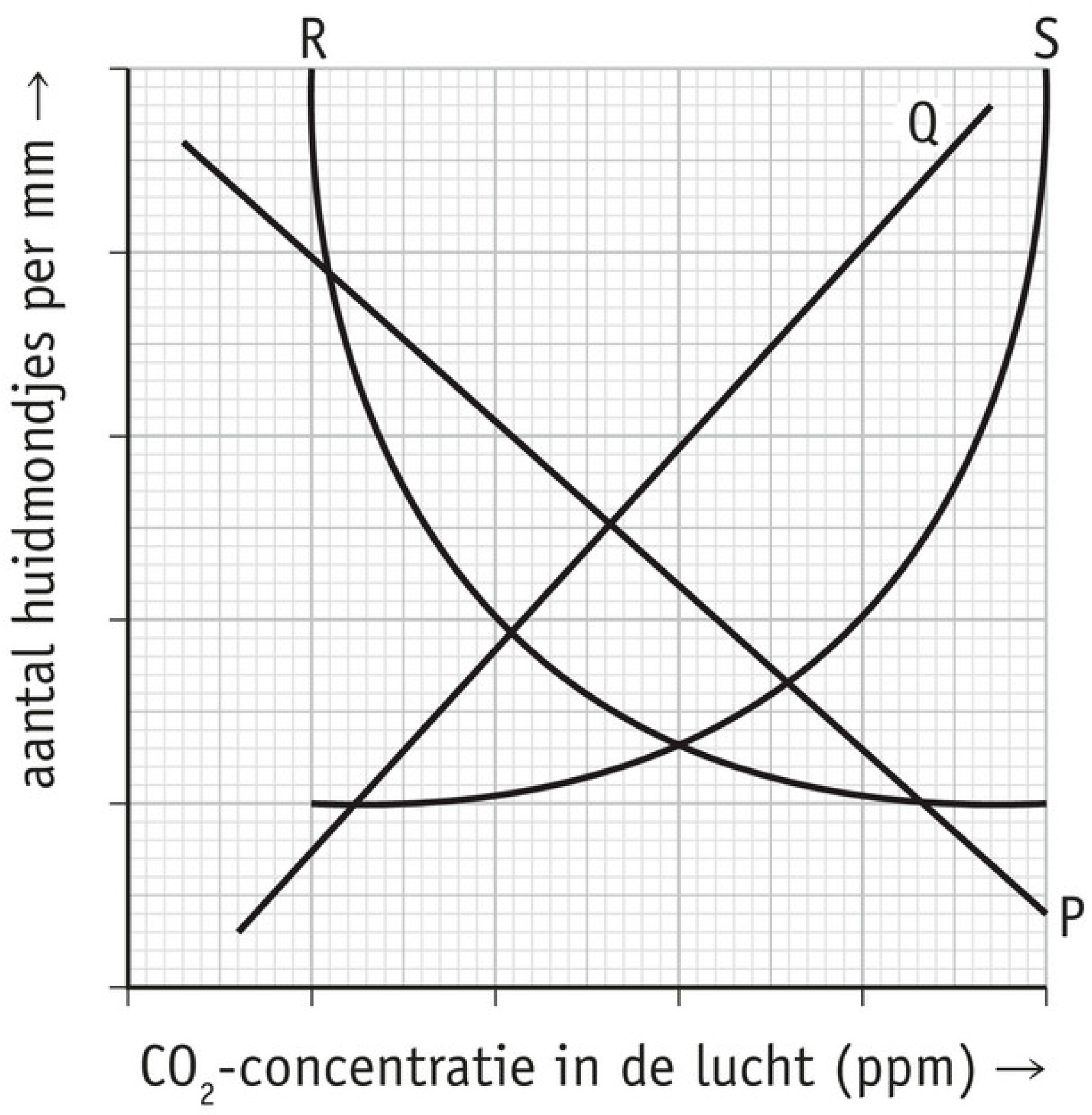
c Fruittelers maken soms ringwonden in takken van fruitbomen. Ze krijgen daardoor grotere vruchten. Leg dat uit.

d Leg uit waardoor het weefsel boven de ring verdikt en onder de ring niet.

18 Friederike Wagner onderzoekt al jaren de relatie tussen het aantal huidmondjes in een blad en de CO_2-concentratie in de lucht. Het is bekend dat het aantal huidmondjes per oppervlakte-eenheid omgekeerd evenredig is met de CO_2-concentratie in de lucht.

a Geef hiervoor een verklaring.

b In afbeelding 23 is het theoretische verband tussen de CO_2-concentratie in de lucht en het aantal huidmondjes per vierkante millimeter weergegeven.
Welke grafieklijn geeft dit verband correct weer?



Uit: pilot-examen havo 2011-2.

CONTEXT Wetenschap

Weerbaar tegen droogte

▼ **Afb. 24** Een veld tomaten op een hete zomerdag.



Wetenschappers hebben tomatenplanten door middel van genetische modificatie weerbaarder gemaakt tegen droogte. De planten kregen een aangepast eiwit dat reageert op mandipropamid, een chemisch middel tegen schimmels. Onder invloed van deze stof sluit de plant zijn poriën, zodat water langer wordt vastgehouden.
Normaal gesproken sluiten planten hun poriën alleen als ze al bijna uitgedroogd zijn. Ze maken in dat geval het hormoon abscisinezuur aan, ook wel ABA genoemd. Die stof geeft het sein voor de sluiting van de poriën, waardoor er geen water meer naar buiten kan. ‘Als water schaars wordt, stoppen planten in feite met groeien om water te besparen,’ verklaart hoofdonderzoeker Sean Cutler van de Universiteit van Californië.
De wetenschappers kweekten enkele planten die zichzelf al bij voorbaat beschermen tegen droogte. In de genetische code van de planten pasten ze het eiwit aan dat gevoelig is voor abscisinezuur. Met de genetische modificatie zorgden ze ervoor dat de planten hun poriën niet meer sluiten door de aanmaak van het hormoon, maar door aanraking met mandipropamid.
Bron: www.nu.nl/wetenschap, 5 februari 2015.

opdrachten

19 **a** Wat is een andere term voor de ‘poriën’ van planten?
b Bij veel planten liggen de poriën voornamelijk aan de onderzijde van de bladeren.
Wat is hiervan het voordeel?
c Wat gebeurt er met de osmotische waarde in de sluitcellen bij langdurige droogte?

20 Abscisinezuur zorgt ervoor dat de huidmondjes sluiten. Dat is voordelig voor de plant, omdat het uitdroging voorkomt.
a Leg uit dat dit ook een nadeel is voor de plant.
b De huidmondjes van de planten uit het experiment reageren niet op zelf aangemaakt abcisinezuur, maar op de stof mandipropamid.
Wat is hiervan het voordeel?

Leerdoelen
- Je kunt uit de opname en afgifte van zuurstof en koolstofdioxide door een plant de intensiteit van de fotosynthese (koolstofassimilatie) afleiden.
- Je kunt beschrijven hoe opslag van assimilatieproducten (organische stoffen) in planten plaatsvindt.

3 Assimilatie en dissimilatie

Planten staan bij langdurige droogte voor een dilemma: huidmondjes openen of sluiten? Bij het openen van huidmondjes neemt de plant koolstofdioxide op die hij gebruikt voor de fotosynthese. Maar hij verliest via de huidmondjes ook kostbaar water.

GASWISSELING

Voor hun fotosynthese hebben planten koolstofdioxide nodig en bij dit proces geven ze zuurstof af. De opname en afgifte van gassen wordt **gaswisseling** genoemd. De plant gebruikt de huidmondjes voor de gaswisseling. Naast koolstofdioxide hebben planten veel water nodig voor hun groei. Voor het maken van één kilogram plant is in de landbouw gemiddeld zeshonderd liter water nodig. Slechts een klein deel van het opgenomen water wordt gebruikt voor koolstofassimilatie en celstrekking. De rest verdampt via huidmondjes (zie afbeelding 25). Deze staan bij de meeste planten een groot deel van de dag open. Onder warme, droge of winderige omstandigheden verdampt een plant daardoor veel water. Door tijdens zulke omstandigheden de huidmondjes te sluiten, beperkt de plant het waterverlies, maar ook de koolstofassimilatie.

▼ **Afb. 25** Waterverlies door verdamping in één plant in één seizoen.

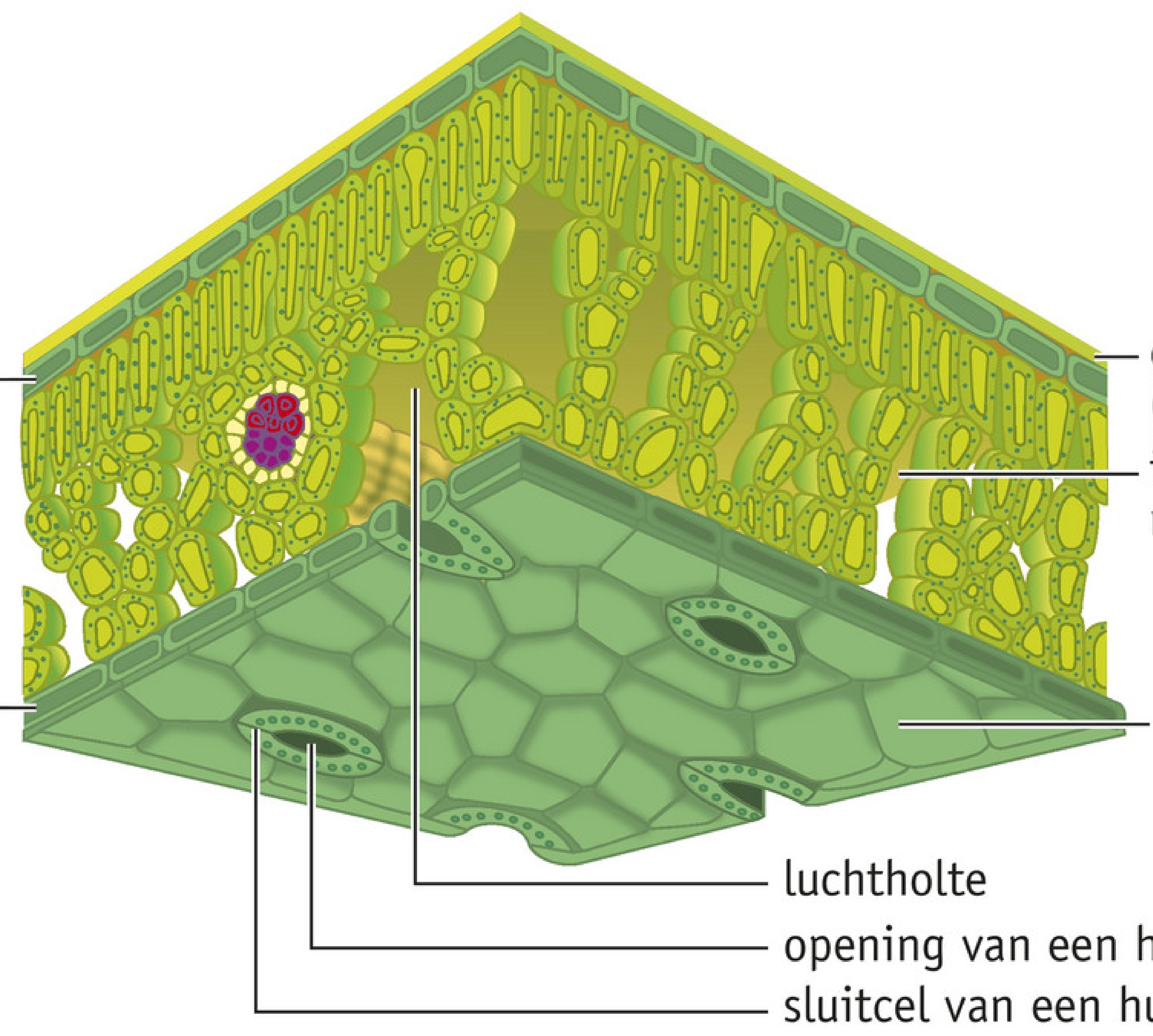
Plant	Verdamping (L)
Zwartoogboon (cowpea)	49,0
Aardappel	95,0
Graan	95,0
Tomaat	125,0
Maïs	206,0

opdrachten

21 Leg uit dat het overdag sluiten van de huidmondjes de groei van planten beperkt.

22 In afbeelding 26 zie je de doorsnede van een blad.
a De meeste bladeren hebben een groot oppervlak. Waar bevindt zich dit grote oppervlak?
b Welke twee voordelen heeft dit grote oppervlak?

▶ **Afb. 26** Doorsnede van een blad.



23 Om te bepalen hoeveel koolstofdioxide er vroeger in de lucht zat, wordt het aantal huidmondjes per vierkante centimeter in fossiele bladeren gemeten. Hierbij maakt men gebruik van de eigenschap dat de fenotypische plasticiteit van huidmondjes groot is. Het aantal huidmondjes per oppervlakte-eenheid is omgekeerd evenredig met de CO_2-concentratie in de lucht.

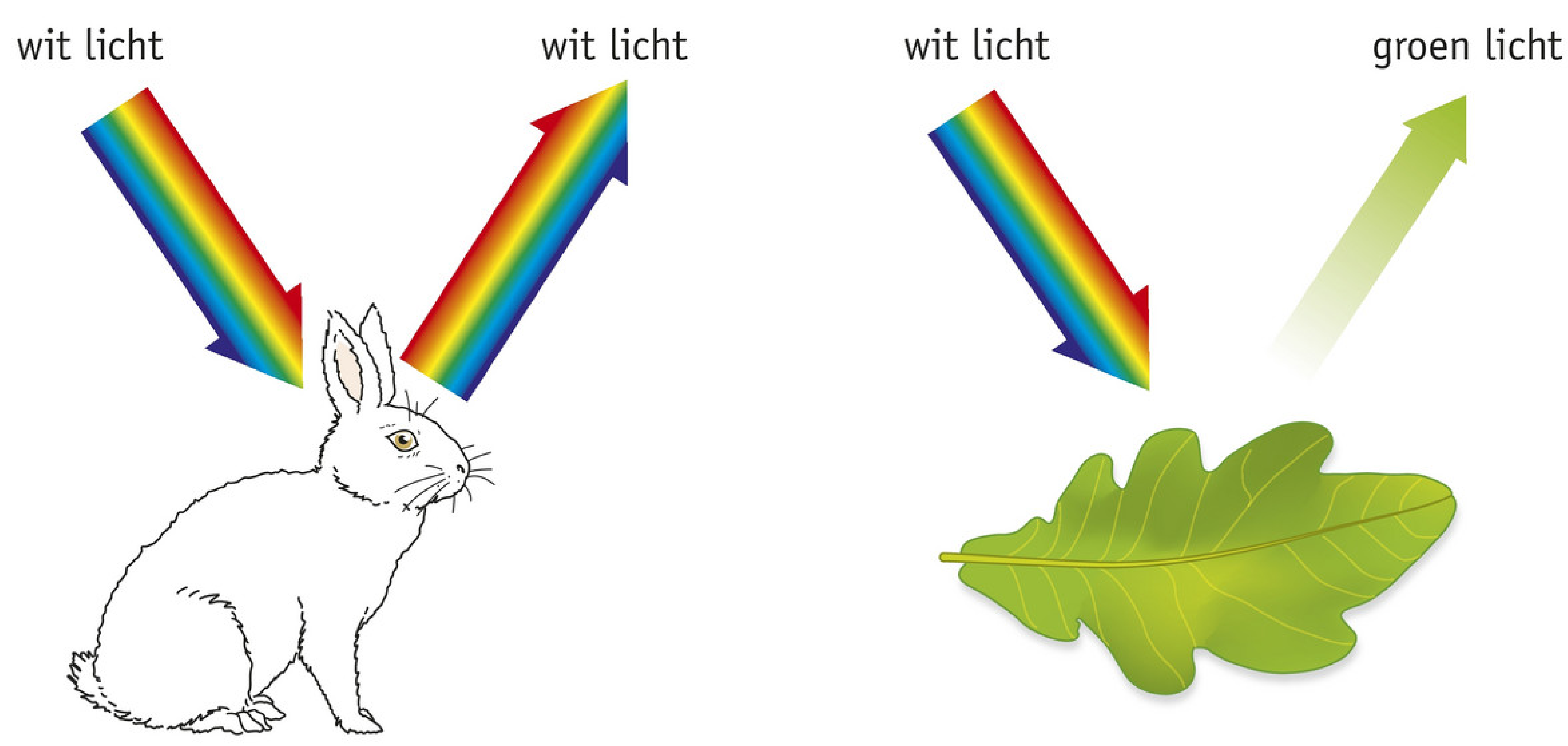
a Wat wordt bedoeld met ‘fenotypische plasticiteit’?

b Is de dichtheid van huidmondjes in bladeren van een wintereik de laatste tweehonderd jaar toe- of afgenomen? Leg je antwoord uit.

CHLOROFYL

De groene delen van planten bevatten chlorofyl. Chlorofyl absorbeert verschillende golflengten uit het zichtbare licht. Verschillende golflengten nemen wij waar als verschillende kleuren. Chlorofyl reflecteert de golflengte met de kleur groen. Daarom hebben planten voor ons een groene kleur (zie afbeelding 27).

Afb. 27 Absorptie en reflectie van licht.

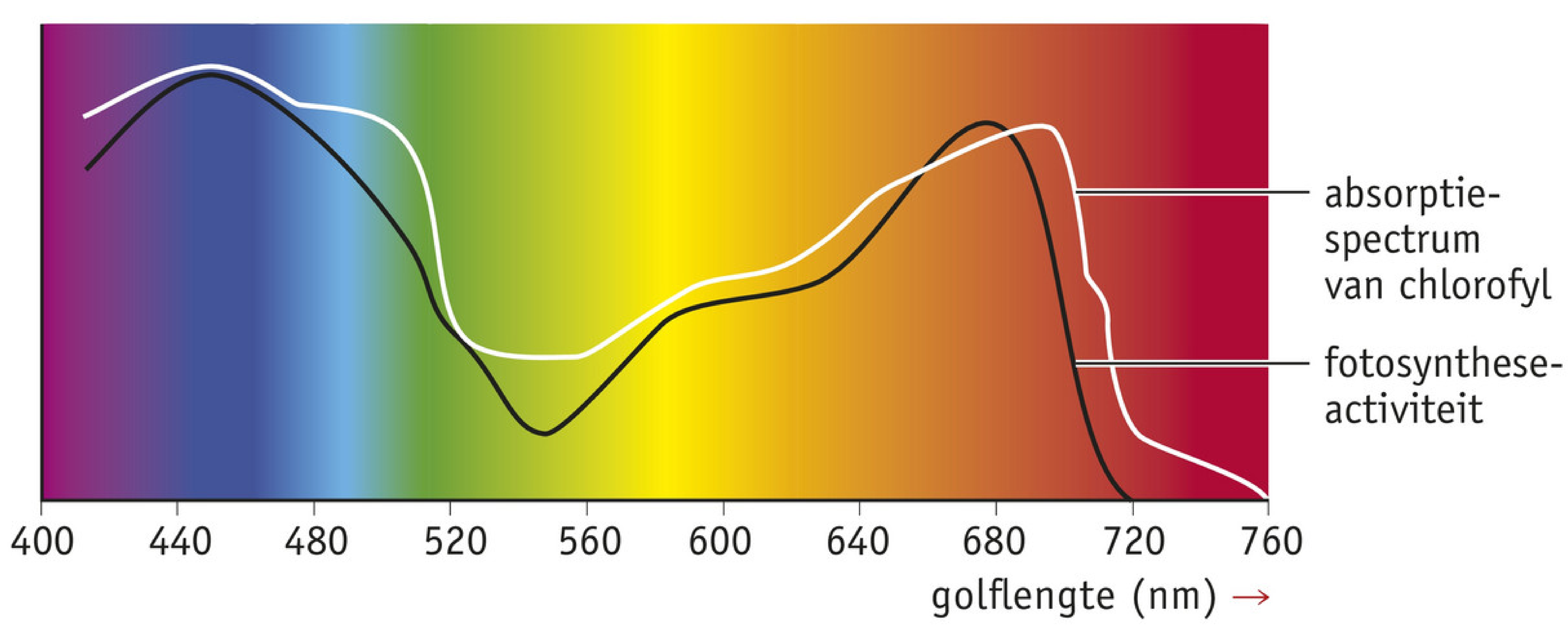


1 Alle golflengten worden gereflecteerd.

2 Alleen groen licht wordt gereflecteerd, de andere golflengten worden geabsorbeerd.

De vacht van een konijn die alle kleuren reflecteert, zien wij als wit. Als je licht met alle golflengten door een oplossing van bladgroen leidt, kun je bepalen welke golflengten worden geabsorbeerd door het chlorofyl. Op deze manier ontstaat een **absorptiespectrum** (zie afbeelding 28).

Afb. 28 Absorptiespectrum van chlorofyl en de fotosyntheseactiviteit bij verschillende golflengten.



opdrachten

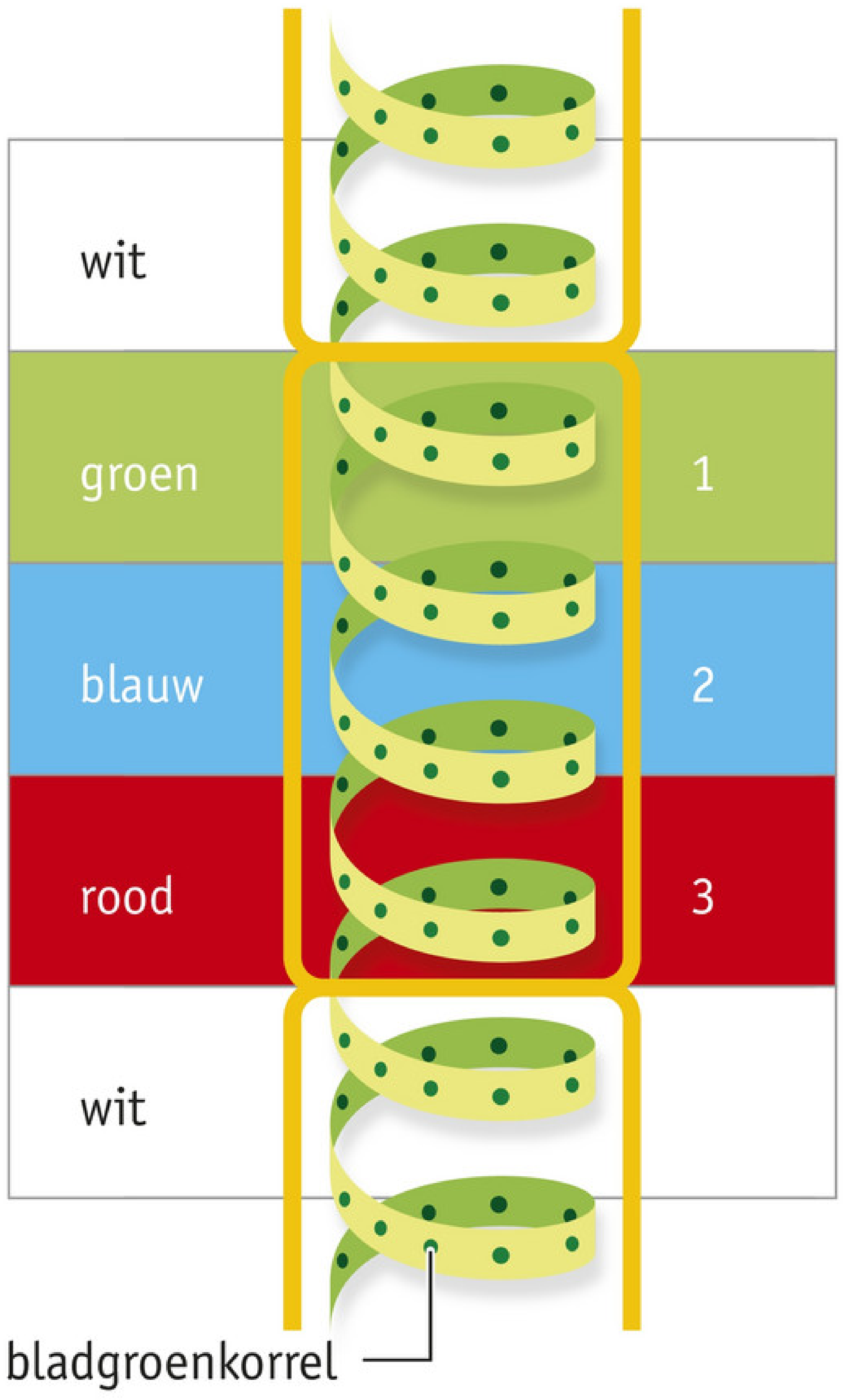
24 In afbeelding 28 zie je het absorptiespectrum van chlorofyl en de fotosyntheseactiviteit bij verschillende golflengten.

- **a** Bij welke twee golflengten liggen de pieken in het absorptiespectrum van chlorofyl?
- **b** Bij welke twee golflengten liggen de pieken van de fotosyntheseactiviteit?
- **c** Welke kleur licht wordt nauwelijks geabsorbeerd door chlorofyl?
- **d** Leg het verband uit tussen het absorptiespectrum en de naam ‘bladgroen’.
- **e** Uit afbeelding 28 blijkt dat chlorofyl licht met verschillende golflengten absorbeert.
 Wat is daarvan het voordeel voor een plant?

25 In de herfst wordt het chlorofyl in de bladeren van bomen afgebroken, voordat de bladeren afvallen. Naast chlorofyl bevatten chloroplasten ook caroteen met een gele tot rode kleur.
Welke stof wordt in de herfst in de bladeren het eerst afgebroken: chlorofyl of caroteen? Licht je antwoord toe.

26 Een cel van spiraalwier wordt beschenen door drie lichtbundels (zie afbeelding 29). Bij deze cel bevinden zich bacteriën die zich van zuurstof afkeren. De buurcellen worden beschenen met wit licht.
Waar zullen de bacteriën die zich van zuurstof afkeren zich hoofdzakelijk bevinden? Leg je antwoord uit.

▼ **Afb. 29** Spiraalwier blootgesteld aan verschillende kleuren licht.



ASSIMILATIE EN DISSIMILATIE

De **intensiteit van de fotosynthese** is de snelheid waarmee bij de fotosynthese glucose wordt gevormd en zuurstof vrijkomt. Deze intensiteit is afhankelijk van verschillende factoren, zoals de hoeveelheid en de kleur van het licht, de beschikbare hoeveelheid koolstofdioxide en water, de temperatuur en de hoeveelheid chlorofyl. De intensiteit van de fotosynthese wordt bepaald door de factor die het minst gunstig is: de **beperkende factor**. Als bijvoorbeeld bij een toenemende hoeveelheid licht de fotosynthese toeneemt, dan is licht de beperkende factor voor de fotosynthese.
Ook de aerobe dissimilatie (verbranding) wordt beïnvloed door milieufactoren, zoals de temperatuur en de hoeveelheid zuurstof. Meestal wordt de invloed van het licht op de intensiteit van de aerobe dissimilatie buiten beschouwing gelaten.

De intensiteit van de fotosynthese is niet rechtstreeks te bepalen, doordat een deel van de zuurstof die vrijkomt bij de fotosynthese weer wordt verbruikt bij de aerobe dissimilatie. De gemeten zuurstofproductie is dan lager dan de werkelijk geproduceerde hoeveelheid zuurstof. Door te bepalen hoeveel zuurstof ’s nachts bij de aerobe dissimilatie wordt verbruikt, kan wel worden afgeleid hoeveel zuurstof er bij de fotosynthese is ontstaan (zie afbeelding 30). Ervan uitgaand dat de dissimilatie overdag gelijk is aan de dissimilatie ’s nachts, tel je het zuurstofverbruik door dissimilatie op bij de zuurstofproductie door fotosynthese. Deze waarde is de maat voor de intensiteit van de fotosynthese.
In plaats van zuurstof kun je ook de opgenomen of afgegeven hoeveelheid koolstofdioxide bepalen.

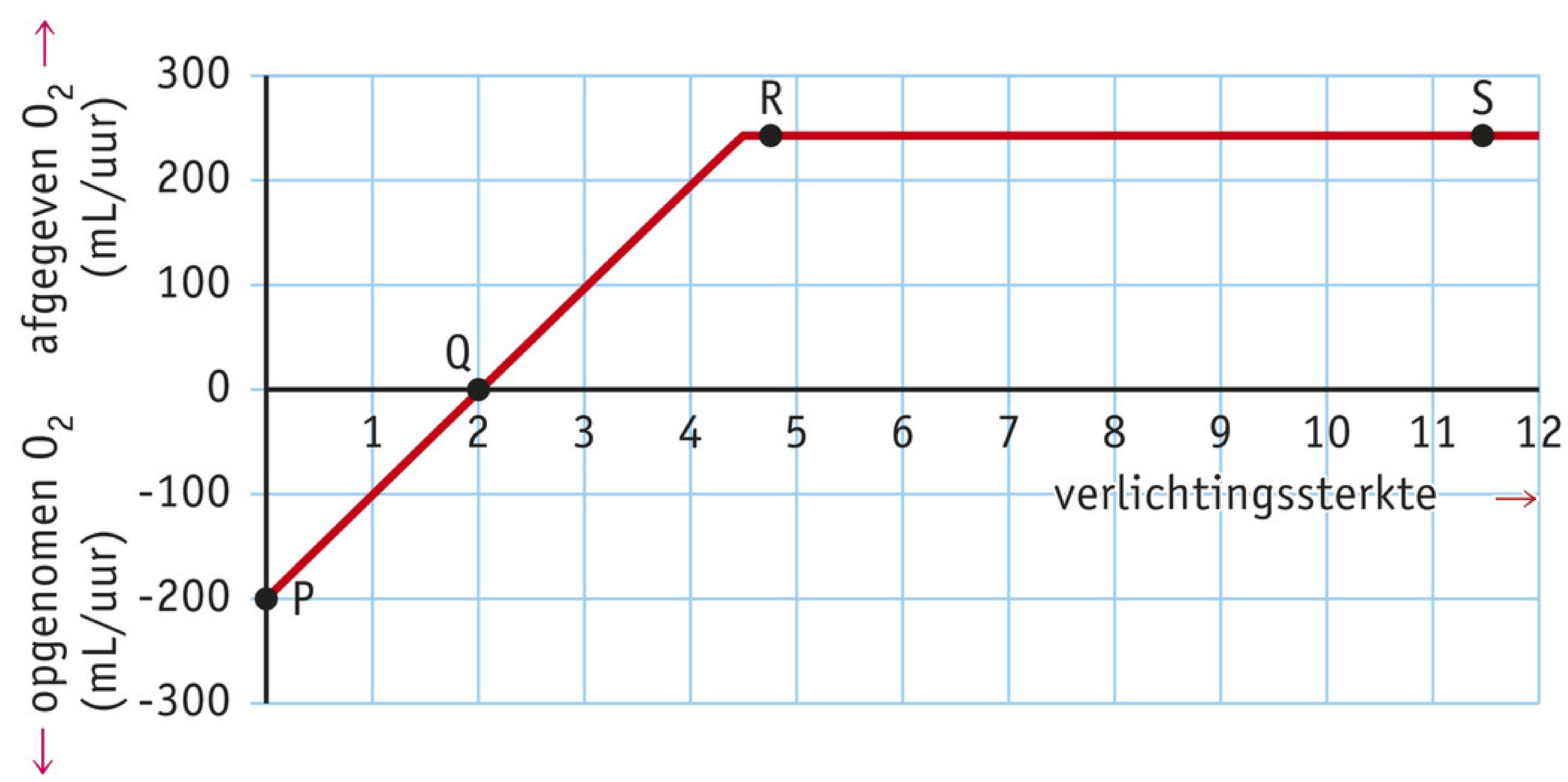
▸▸ PRACTICUMOPDRACHT 5

opdrachten

27 Een plant bevindt zich in een afgesloten ruimte. De verlichtingssterkte in de ruimte wordt gevarieerd. Alle andere omstandigheden blijven gelijk. Tijdens de proef wordt de hoeveelheid zuurstof in de afgesloten ruimte gemeten. Hieruit wordt berekend hoeveel zuurstof door de plant wordt afgegeven of opgenomen. De resultaten zijn in het diagram van afbeelding 30 weergegeven. Aangenomen wordt dat de intensiteit van de dissimilatie niet wordt beïnvloed door de verlichtingssterkte.

- **a** Op het compensatiepunt verbruikt de plant evenveel zuurstof bij de dissimilatie als hij produceert bij de fotosynthese.
 Bij welk punt in afbeelding 30 ligt het compensatiepunt? Leg je antwoord uit.
- **b** Wat is de beperkende factor voor de fotosynthese tussen P en R?
- **c** Wat zou de beperkende factor tussen R en S kunnen zijn?
- **d** Neem het diagram van afbeelding 30 over. Teken in het assenstelsel de grafiek van de zuurstofproductie bij de fotosynthese. Neem hierbij voldoende lengte voor de *y*-as.
- **e** Geef de intensiteit van de fotosynthese weer in een formule.

▶ **Afb. 30** Invloed van de verlichtingssterkte op de fotosynthese.



28 In een experiment wordt de invloed van de temperatuur op de intensiteit van de fotosynthese onderzocht. De resultaten zijn weergegeven in afbeelding 31.

- **a** Geef in een diagram het verband weer tussen de hoeveelheid opgenomen CO_2 in het licht en de temperatuur en geef in hetzelfde assenstelsel het verband weer tussen de hoeveelheid afgegeven CO_2 in het donker en de temperatuur.
- **b** Bereken de hoeveelheid CO_2 die wordt verbruikt bij de fotosynthese bij de verschillende temperaturen.
- **c** Geef in een diagram het verband weer tussen de hoeveelheid CO_2 die bij de fotosynthese wordt verbruikt en de temperatuur.
- **d** De hypothese is verworpen.
 Stel op basis van je diagram bij opdracht 28c een nieuwe hypothese op voor vervolgonderzoek.

▼ **Afb. 31**

ONDERZOEK	**OPNAME EN AFGIFTE VAN CO_2 IN LICHT EN DONKER**
Inleiding	De intensiteit van de fotosynthese is afhankelijk van verschillende factoren. In dit experiment wordt de invloed van de temperatuur op de intensiteit van de fotosynthese onderzocht.
Onderzoeksvraag	Wat is het verband tussen de temperatuur en de intensiteit van de fotosynthese?
Hypothese	Hoe hoger de temperatuur, hoe groter de intensiteit van de fotosynthese.
Experiment	De hoeveelheid opgenomen koolstofdioxide wordt gemeten in het licht en de hoeveelheid afgegeven koolstofdioxide wordt gemeten in het donker.
Resultaat	(zie tabel hieronder)
Conclusie	Boven een bepaalde temperatuur neemt de intensiteit van de fotosynthese weer af. De hypothese is verworpen.

mg CO_2/uur	Temperatuur (°C)						
	7	10	15	19	22	28	31
Opname in licht	1,3	2,3	2,8	3,1	2,8	2,5	1,8
Afgifte in donker	0,3	0,6	0,7	1,2	1,8	2,1	2,7

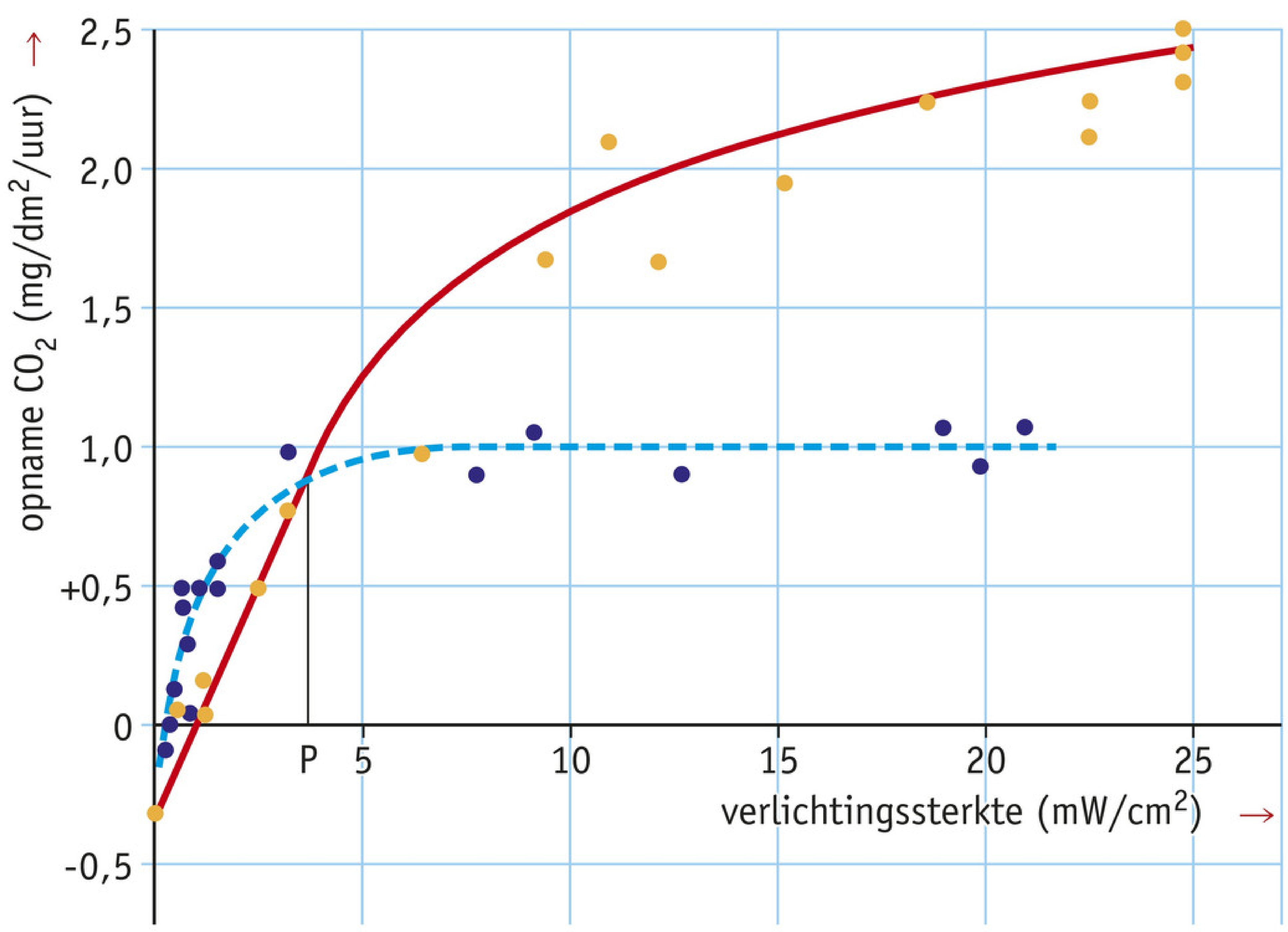
29 Bepaalde bomen hebben zonnebladeren en schaduwbladeren. Zonnebladeren hebben zich ontwikkeld uit knoppen waarop veel licht viel en schaduwbladeren uit knoppen in de schaduw. In een experiment wordt bij beide typen bladeren van een beuk het verband bepaald tussen de verlichtingssterkte en de opname of afgifte van koolstofdioxide. De resultaten zijn weergegeven in het diagram van afbeelding 32.

a Welke grafieklijn in afbeelding 32 hoort bij het zonneblad: de rode of de gestippelde blauwe? Leg je antwoord uit.

b Is bij verlichtingssterkte P de zuurstofproductie in de twee typen bladeren gelijk? Leg je antwoord uit.

c Is een verlichtingssterkte van 10 mW/cm² een beperkende factor voor de fotosynthese in zonnebladeren? En in schaduwbladeren?

▶ **Afb. 32** Invloed van de verlichtingssterkte op de fotosynthese.



OPSLAG VAN ASSIMILATIEPRODUCTEN

Overdag wordt er in een plant meestal meer glucose gevormd dan er bij dissimilatie wordt verbruikt. Het overschot aan glucose wordt gebruikt voor opbouw en herstel van de plant en voor de vorming van reservestoffen. De glucose wordt bij de voortgezette assimilatie grotendeels omgezet in andere koolhydraten en in vetten en eiwitten.
Een groot deel van de gevormde glucose wordt omgezet in zetmeel en tijdelijk opgeslagen in bladcellen. Door de omzetting in zetmeel wordt voorkomen dat de osmotische waarde van de bladcellen te veel stijgt (zetmeel is slecht oplosbaar in water). Vooral 's nachts wordt het tijdelijk opgeslagen zetmeel omgezet in sacharose (suiker) en via bastvaten afgevoerd naar andere delen van de plant, waar het wordt verbruikt bij de dissimilatie of wordt opgeslagen als reservestof.

opdracht

30 Fruittelers van appels en peren passen in de maanden mei en juni vruchtdunning toe. Hierbij wordt een deel van de vruchten vroegtijdig verwijderd van de fruitboom. Dit wordt gedaan om grote vruchten bij appel en peer te oogsten, zonder dat de totale productie te veel daalt. Grotere vruchten leveren de teler meer geld op.

a Leg uit waardoor vruchten aan een fruitboom groter worden na vruchtdunning.

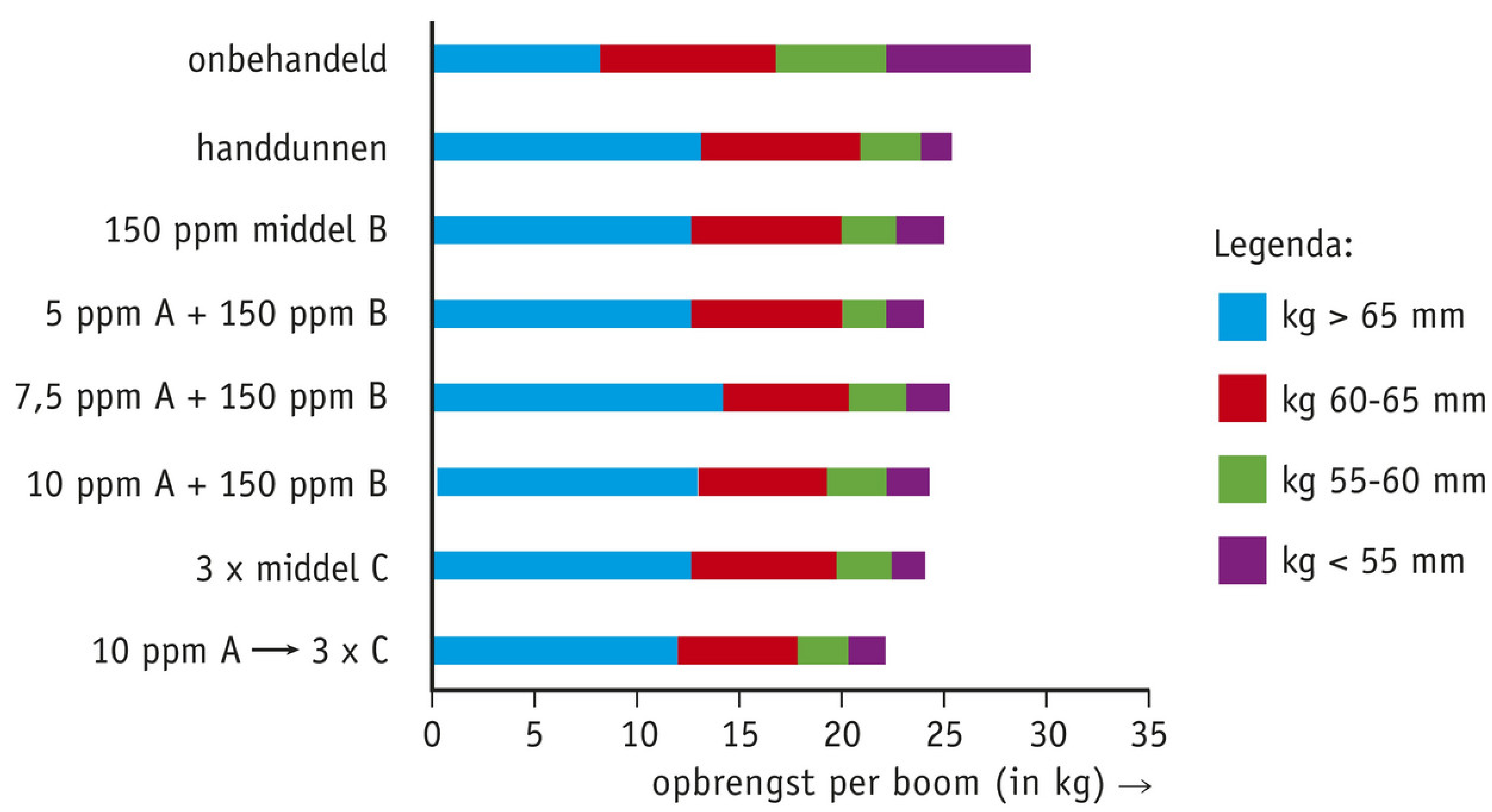
b Niet alle beschikbare koolhydraten gaan naar het fruit. Leg dat uit.

c Bij vruchtdunning van appels en peren worden twintig tot dertig bladeren per vrucht aan dezelfde tak aangehouden.
Leg uit waarom wordt gekeken naar het aantal bladeren per vrucht aan dezelfde tak.

d Tegenwoordig vindt er ook chemische vruchtdunning plaats. Dit is goedkoper dan handdunnen. Om de ideale combinatie en concentratie van vruchtdunningsmiddelen te bepalen, is bij verschillende bedrijven onderzoek gedaan aan de teelt van conference peren. Gemeten zijn de productie in kilogram en de maatverdeling (grootte van het fruit) in millimeter. De resultaten van één bedrijf zijn weergegeven in afbeelding 33.
Welke concentratie chemisch vruchtdunningsmiddel gaf voor deze teler een beter resultaat dan handdunning?

e Welke conclusie kun je trekken over de productie en maatverdeling van peren als je de onbehandelde bomen vergelijkt met de handgedunde?

Afb. 33 Het effect van verschillende vormen van vruchtdunning op productie en maatverdeling.



CONTEXT Wetenschap

▼ Afb. 34



Elektrosynthese

Voor fotosynthese is al honderden miljoenen jaren licht nodig. Daar zou nu verandering in kunnen komen. Milieutechnoloog David Strik van de Wageningen Universiteit denkt namelijk dat elektrosynthese mogelijk is: planten met elektrische stroom laten groeien in plaats van met licht.
Licht is essentieel voor de lichtreactie bij fotosynthese. Strik denkt dat de lichtreactie ook mogelijk is als de plant energie krijgt uit een andere bron dan licht, bijvoorbeeld uit elektriciteit. Maar waarom zou je fotosynthese zonder licht willen uitvoeren, als het licht gratis en voor niets van de zon komt en in overvloed aanwezig is? Daarop heeft Strik een duidelijk antwoord: ‘Elektrosynthese is tot wel vijftig keer efficiënter dan fotosynthese.’ Dat zou betekenen dat met hetzelfde grondgebruik de voedselproductie sterk kan worden verhoogd.
Een ander voordeel is dat het systeem volledig gesloten kan worden gemaakt. Water en mest kunnen in een gewassenreactoropstelling oneindig worden gebruikt, omdat het niet verdwijnt of uitspoelt. Met 1200 W kan een gezin met twee kinderen voldoende groenten verbouwen. Dat lijkt veel, maar het komt overeen met de hoeveelheid energie die op een zomerse dag op één vierkante meter valt. Met een paar zonnepanelen zou je dan voldoende voedsel voor een gezin kunnen produceren.

opdrachten

31 In het artikel staat dat in een gewassenreactoropstelling water en mest oneindig kunnen worden gebruikt, omdat ze niet verdwijnen of uitspoelen.
- **a** Leg uit dat dit niet klopt.
- **b** Uit wat voor bron zou de energie voor de plant moeten komen, om niet belastend te zijn voor het milieu?

32
- **a** Bedenk een manier waarbij met toepassing van deze elektrosynthesetechniek in een woestijn groenten kunnen worden geteeld.
- **b** Leg uit dat door de toepassing van elektrosynthese meer natuurgebieden kunnen ontstaan of kunnen worden behouden.

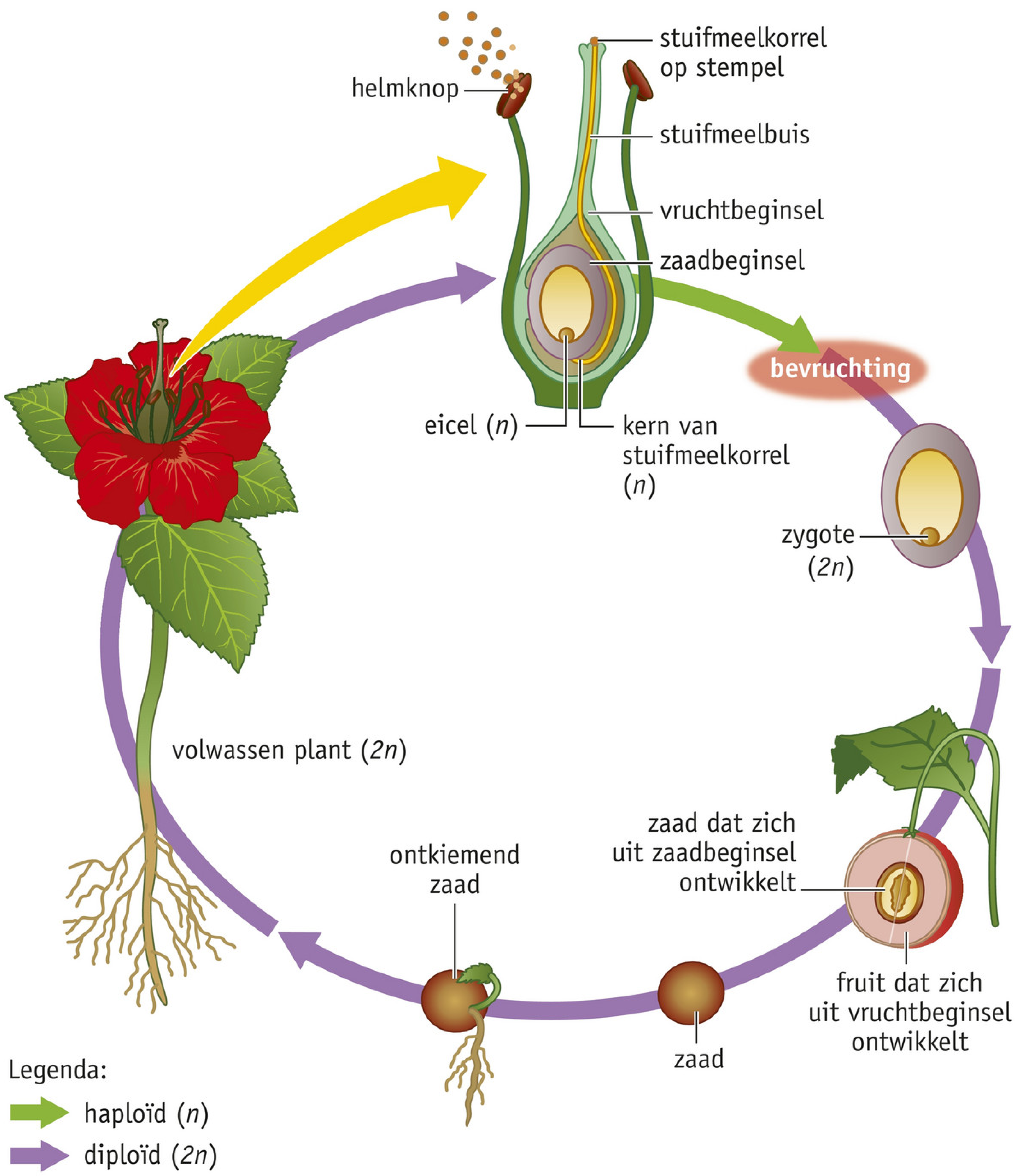
Leerdoel
– Je kunt verschillende manieren van voortplanting bij planten beschrijven.

4 Voortplanting

Geslachtelijke voortplanting kost de zaadplant veel meer energie dan ongeslachtelijke voortplanting. Kennelijk is seks bij zaadplanten belangrijk; anders waren ze daar nooit aan begonnen.

Geslachtelijke voortplanting

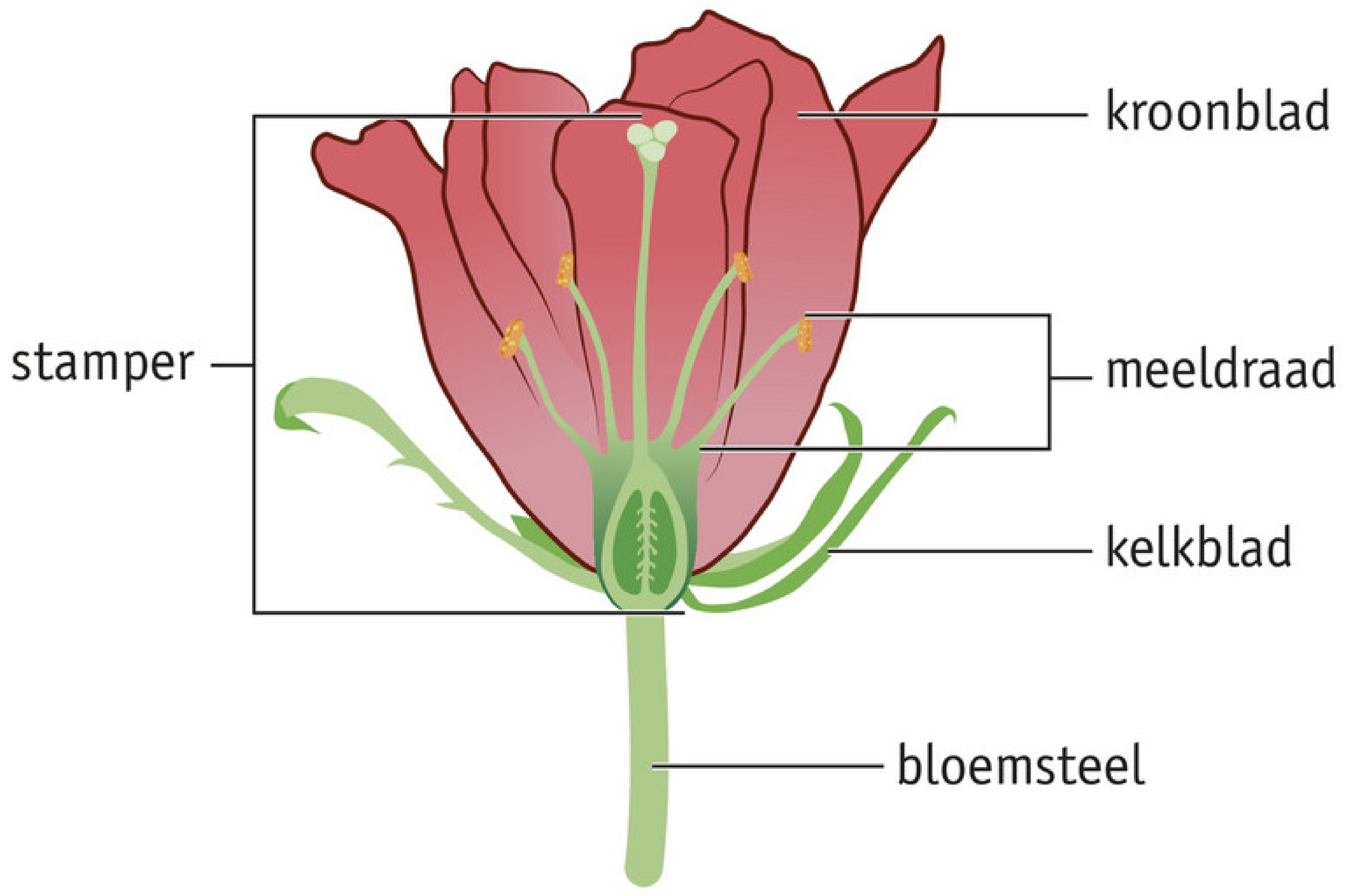
De levenscyclus van een zaadplant bij geslachtelijke voortplanting zie je in afbeelding 35. Net als bij de voortplanting van de mens spelen hierbij diploïde en haploïde cellen een rol.



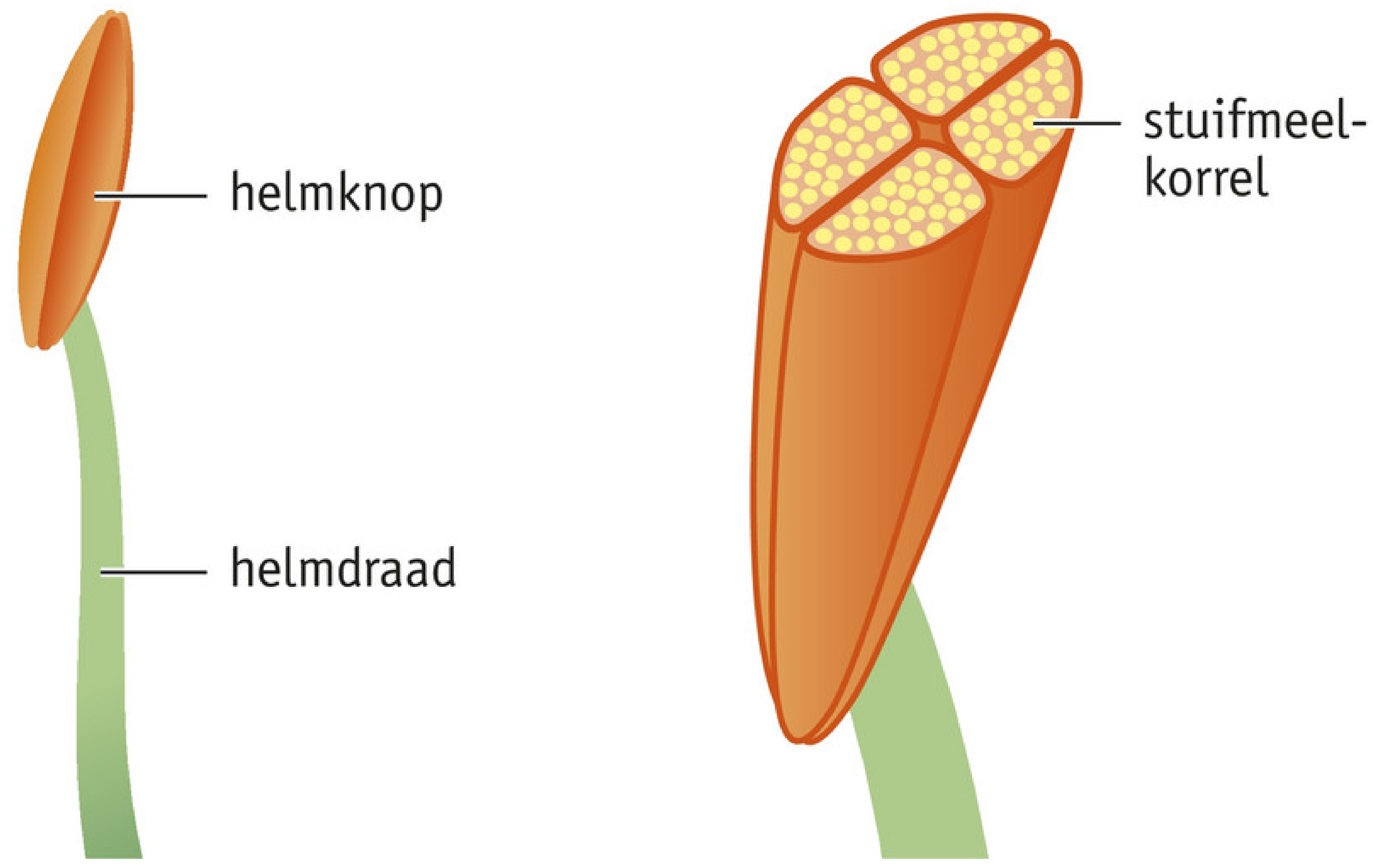
▶ **Afb. 35** Levenscyclus van een zaadplant.

Bloemen zijn samengesteld uit vier sterk aangepaste bladeren, die de organen van de bloem vormen: kelkbladeren, kroonbladeren, meeldraden en stampers (zie afbeelding 36). De **meeldraden** en **stamper**(s) zijn respectievelijk de mannelijke en vrouwelijke voortplantingsorganen. Naast complete bloemen met alle vier deze organen komen ook incomplete bloemen voor, waarbij een of meer van de vier bloemorganen ontbreken. Ook is er veel variatie in vorm, afmeting en kleur. De verschillen hebben vaak te maken met de manier waarop de bloemen worden bestoven.

▼ **Afb. 36** Model van een bloem.



▼ **Afb. 37** Meeldraad.

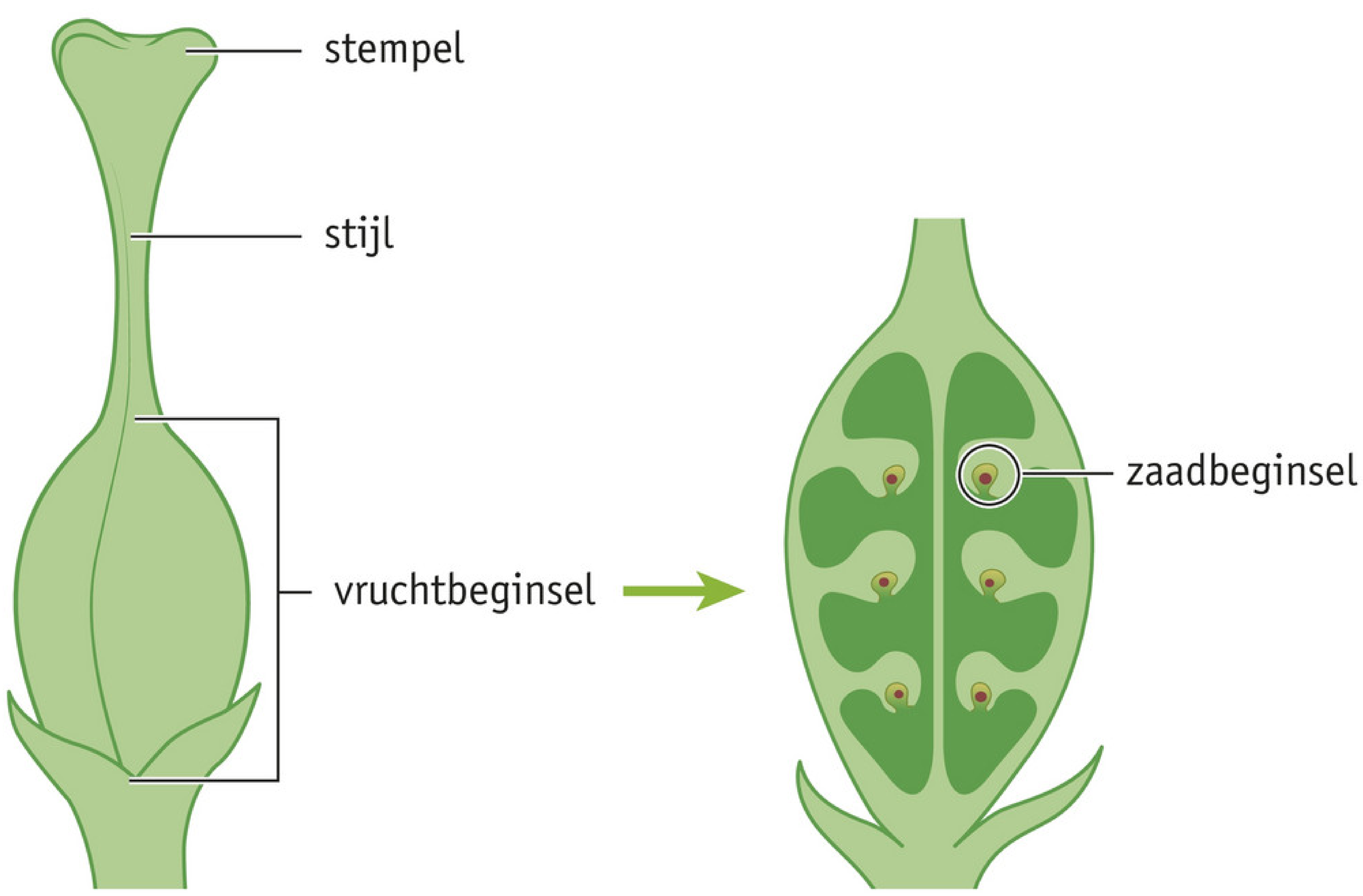


1 buitenaanzicht

2 doorgesneden helmknop

In de helmknoppen van de meeldraden vindt meiose plaats. De haploïde cellen die hierbij ontstaan, ontwikkelen zich tot geslachtscellen: de stuifmeelkorrels (pollenkorrels; zie afbeelding 37). In het vruchtbeginsel van een stamper bevinden zich een of meer zaadbeginsels (zie afbeelding 38). In elk zaadbeginsel ontstaat na meiose één eicel.

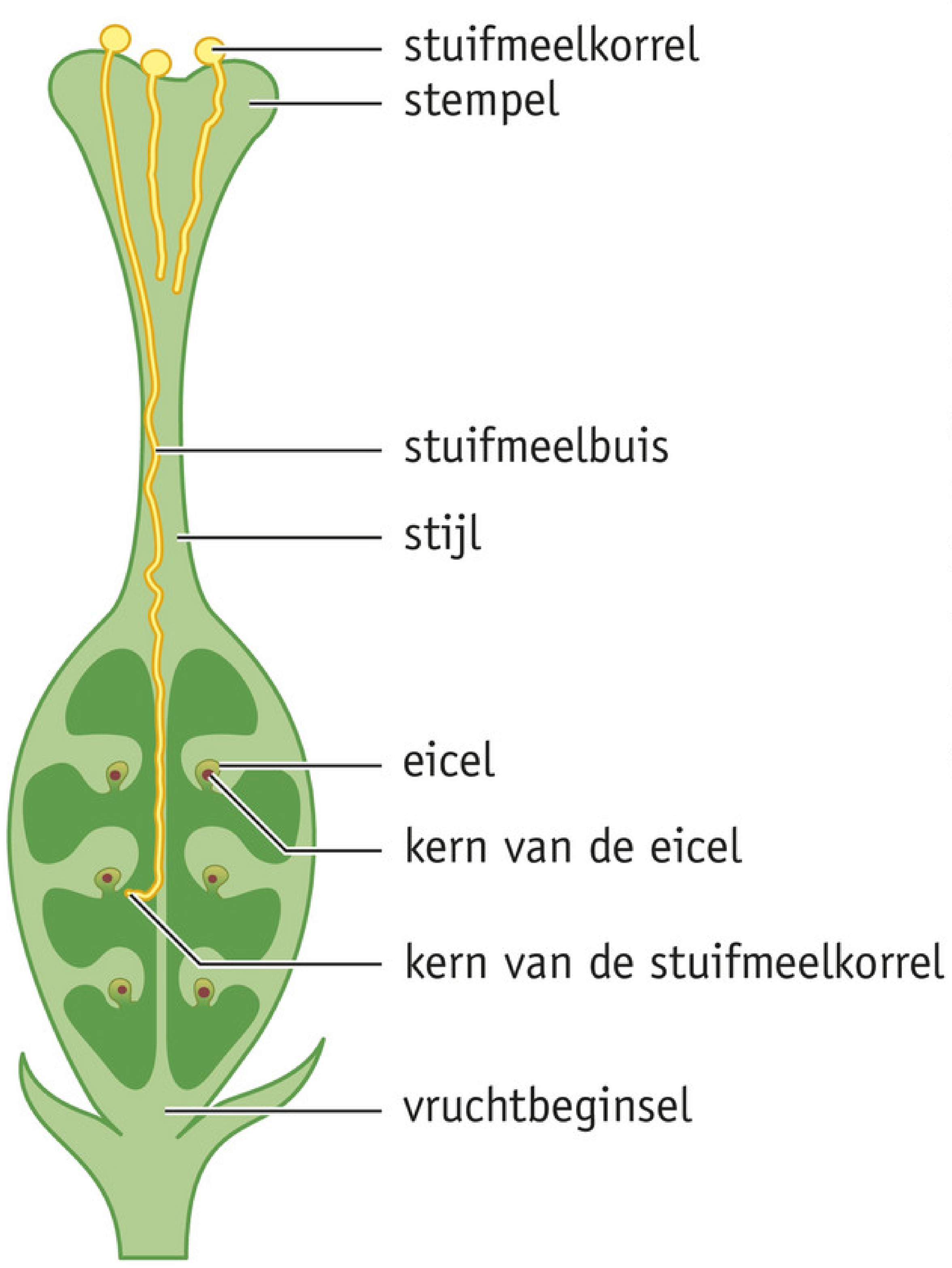
▶ **Afb. 38** Stamper.



1 buitenaanzicht

2 vruchtbeginsel (doorsnede)

▼ **Afb. 39** Stamper met stuifmeelbuizen (schematisch).



Bij de bestuiving komen stuifmeelkorrels op de stempel terecht. Daarna groeit er uit de stuifmeelkorrel een stuifmeelbuis door de stijl naar een zaadbeginsel (zie afbeelding 39). Bij de bevruchting versmelt de kern van de stuifmeelkorrel met de kern van de eicel waarna een zygote ontstaat. De zygote ontwikkelt zich verder tot **zaad**, waaruit een plant kan groeien. Een zaad bestaat uit een **kiem** (het embryo) en reservevoedsel.
Zowel abiotische factoren (wind of water) als biotische factoren (dieren) zorgen voor de verspreiding van stuifmeelkorrels. Bij **zelfbestuiving** komt stuifmeel terecht op een stempel van dezelfde plant, terwijl bij **kruisbestuiving** het stuifmeel terechtkomt op een stempel van een andere plant van dezelfde soort.

opdrachten

33 Neem de tabel over en kruis aan welk kenmerk hoort bij een windbloem en welk bij een insectenbloem.

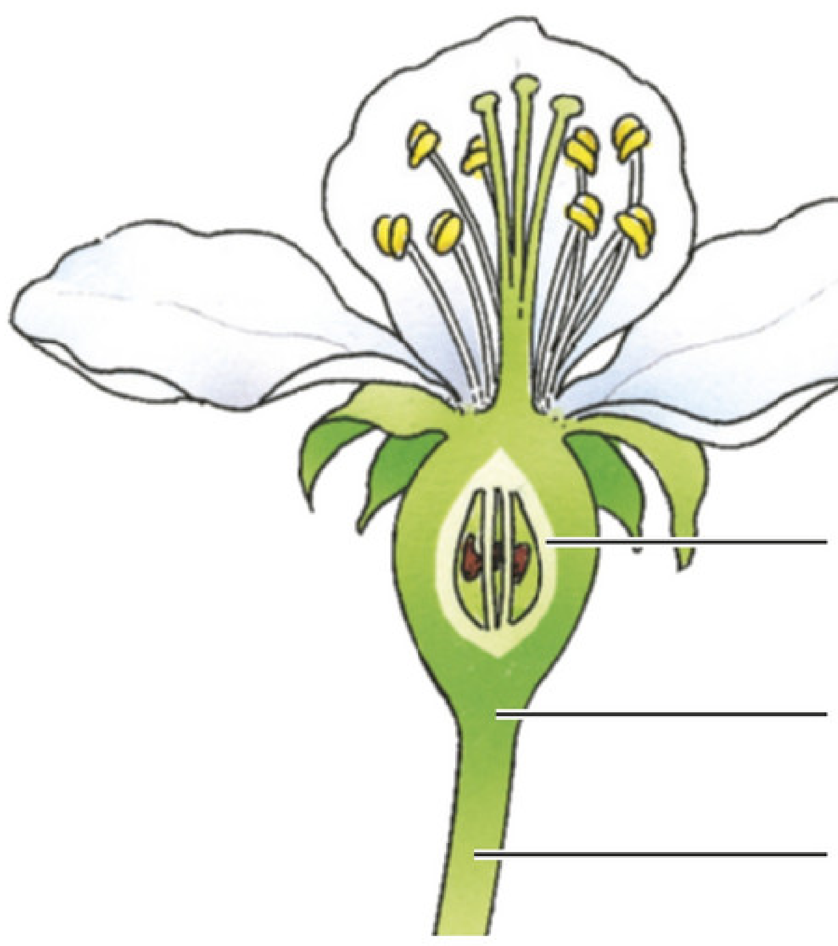
Bloemen	Windbloem	Insectenbloem
Bevatten nectarkliertjes		
Hebben grote meeldraden en stempels die vaak buiten de bloem hangen		
Hebben stempel en meeldraden in de bloem zitten		
Hebben vaak felgekleurde kroonbladeren		
Hebben vaak groene, kleine kroonbladeren		
Produceren licht stuifmeel		
Produceren ruw en kleverig stuifmeel		
Produceren veel stuifmeel		
Zijn vaak geurend		

34 Bij appels ontstaat het vruchtvlees uit de bloembodem (zie afbeelding 40). Een kweker wil de kwaliteit van de appels van ras R verbeteren. Hij bestuift daartoe appelbomen van ras R met stuifmeel van appelbomen van ras S. Door deze kruising ontstaan er appels aan de appelbomen van ras R.

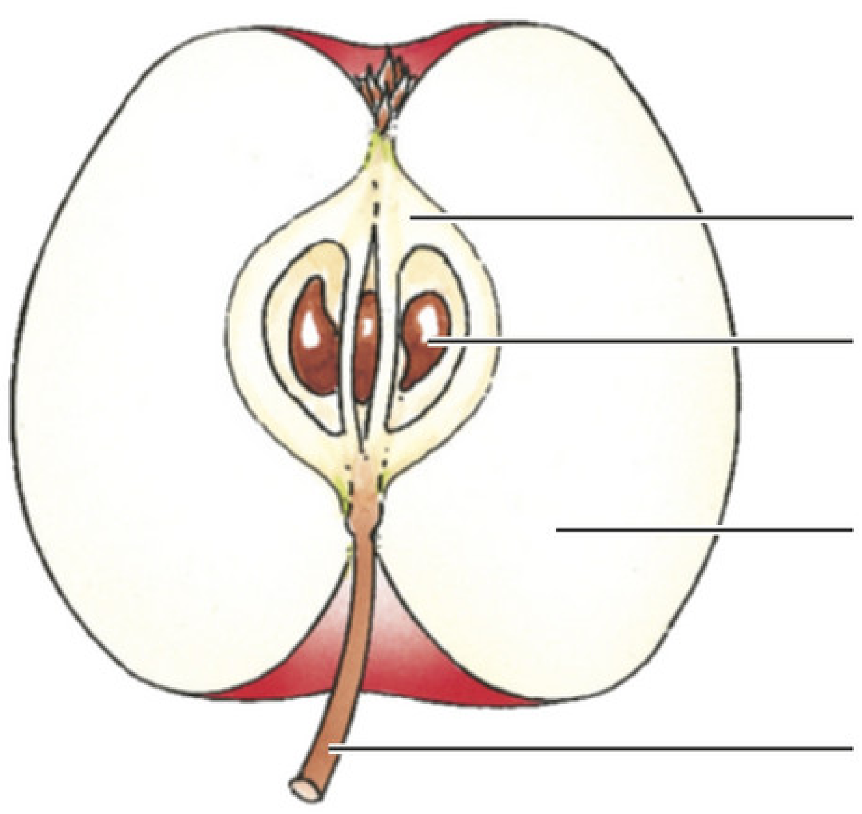
a Hebben cellen in het vruchtvlees van deze appels door de kruising een ander genotype dan cellen in het vruchtvlees van appels van voorgaande jaren? Leg je antwoord uit.

b Wat moet de kweker doen om appels van een verbeterde kwaliteit te kunnen oogsten?

▼ **Afb. 40** Appel.



1 bloem

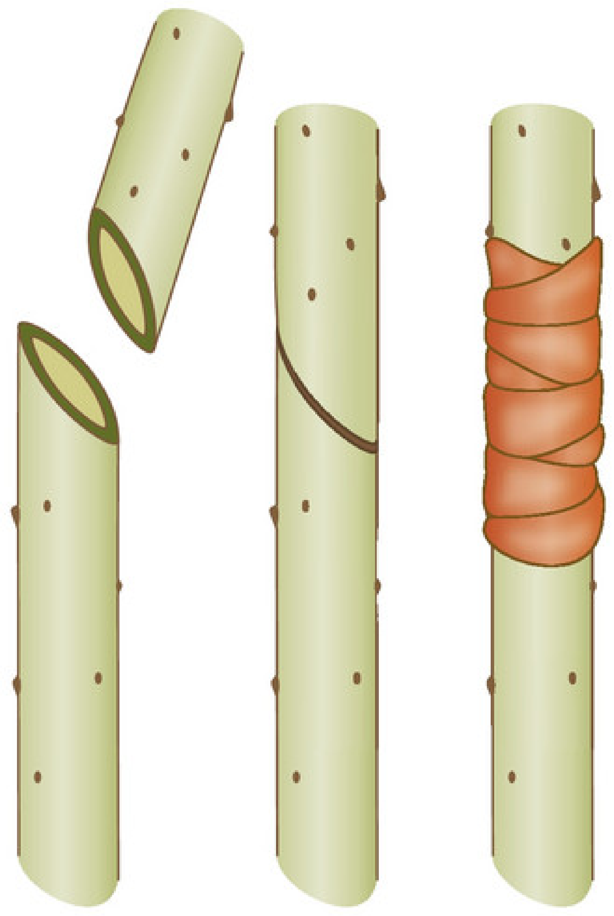


2 vrucht

ONGESLACHTELIJKE VOORTPLANTING

Ongeslachtelijke voortplanting vindt plaats door mitose en celdeling, waardoor de nakomelingen klonen zijn: ze hebben allemaal hetzelfde genotype als de ouder. Ongeslachtelijke voortplanting bij planten vindt bijvoorbeeld plaats door de vorming van uitlopers, bollen of knollen. Bollen zijn verdikte bladeren en knollen zijn verdikte stengels. Beide bevatten reservevoedsel.
Stekken, weefselkweek en enten zijn kunstmatige manieren van klonen. Bij stekken groeit een nieuwe plant uit een afgesneden blad of stengel. Bij weefselkweek wordt een klein gedeelte van de plant geplaatst op een voedingsbodem met de ideale mix van groeihormonen. Uit de callus (ongedifferentieerd weefsel) die zo ontstaat, worden nieuwe planten opgekweekt. Bij fruitbomen vindt kunstmatige ongeslachtelijke voortplanting vaak plaats door enten (zie afbeelding 41). Takken worden vastgezet op een afgeknipte onderstam. Aan de boom die hieruit ontstaat, komen dezelfde vruchten als aan de boom waarvan de enttakken afkomstig zijn

▼ **Afb. 41** Enten.



opdrachten

35 Boeren die aardappels willen verbouwen, poten knollen.

a Waarom zaaien deze boeren geen aardappelzaden?

b Een Chileense boer heeft aardappelen verzameld uit de omgeving. Heeft het zin dat deze boer de grootste aardappelen uit zijn verzameling selecteert om ongeslachtelijk verder te kweken? Leg je antwoord uit.

c Een Nederlandse boer heeft een verzameling aardappels van het ras 'bintje'. Heeft het zin dat deze boer de grootste aardappelen uit zijn verzameling selecteert om ongeslachtelijk verder te kweken? Leg je antwoord uit.

36 In de moderne landbouw worden land- en tuinbouwgewassen voortdurend geslachtelijk doorgekweekt en geselecteerd. Op het moment dat een gewas de gewenste combinatie van erfelijke eigenschappen heeft, wordt dit door klonen verder vermeerderd.

a Wat is het voordeel van klonen?

b Wat is het nadeel?

c Rassen die zijn geteeld door selectie en klonen, bestaan vaak geen tientallen jaren.
Geef hiervoor een biologische verklaring.

d Weefselkweek wordt gezien als een vorm van klonen.
Leg uit dat planten verkregen uit weefselkweek aantrekkelijk zijn voor wetenschappelijk onderzoek.

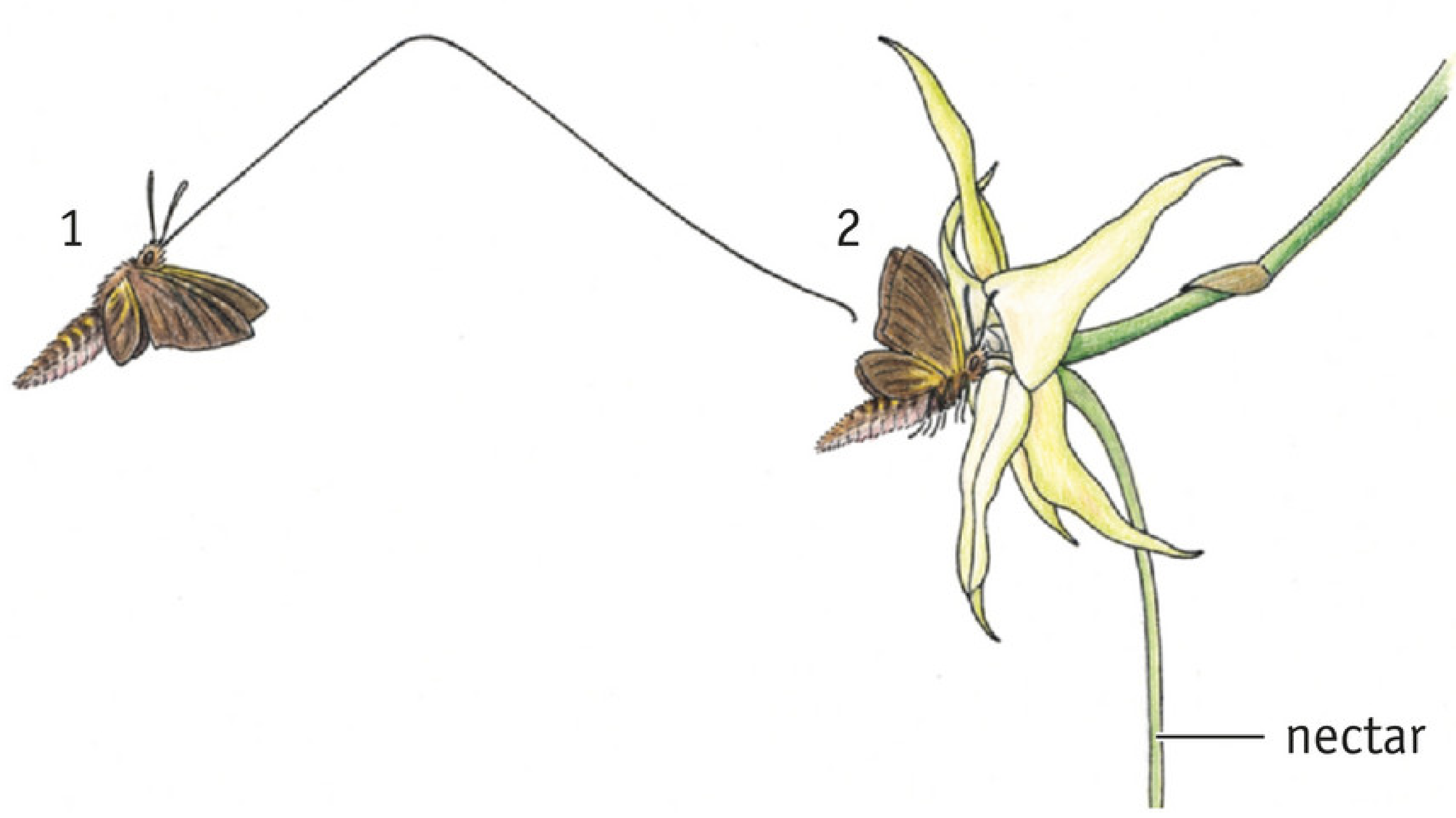
37 De Darwin-orchidee heeft door de jaren heen een lange buis ontwikkeld, waarin zich onderin nectar bevindt. Met een oprolbare tong van 28 cm is de pijlstaartvlinder het enige insect dat deze nectar via de bloem kan bemachtigen (zie afbeelding 42).

a Welke vorm van symbiose bestaat er tussen de Darwin-orchidee en de pijlstaartvlinder?

b De pijlstaarvlinder is het enige insect dat de Darwin-orchidee kan bevruchten.
Wat is hiervan het voordeel?

c De pijlstaartvlinder en de Darwin-orchidee hebben zich aan elkaar aangepast. Deze vorm van evolutie waarbij organismen gezamenlijk evolueren, heet co-evolutie.
Leg uit op welke manier de co-evolutie tussen de Darwin-orchidee en de pijlstaartvlinder heeft kunnen plaatsvinden. Ga er hierbij van uit dat eerst een orchidee een langere buis ontwikkelde.

▶ **Afb. 42** Co-evolutie van een bloem en een insect.



1 De pijlstaartvlinder ontrolt zijn tong en vliegt naar voren om zijn tong in de buis te brengen.

2 De vlinder kan met zijn tong net bij de nectar door tegen de bloem aan te duwen, waarbij stuifmeelkorrels op zijn lichaam komen. Door dit proces bij een volgende orchidee te herhalen, vindt bestuiving plaats.

CONTEXT Leefwereld

Hommel leest elektrisch veld van bloem

▼ Afb. 43



Hommels zijn in staat om elektrische velden te detecteren die bloemen uitzenden. Als een hommel een bloem nadert, ontstaat er een zwak elektrisch signaal dat mogelijk informatie bevat over de aanwezigheid van nectar. De insecten bepalen hun keuze voor een bepaalde bloem waarschijnlijk aan de hand van dit signaal. Dat schrijven onderzoekers van de Universiteit van Bristol in het wetenschappelijk tijdschrift *Science*.
De wetenschappers lieten hommels tijdens het onderzoek rondvliegen in een omgeving met kunstbloemen. Sommige bloemen gaven ze een negatieve elektrische lading door middel van elektroden in de steel. Daarmee bleken ze in staat om de insecten te lokken. Ruim 80% van de hommels koos voor een landing op een van de elektrisch geladen exemplaren, in plaats van op een ongeladen bloem.
In de natuur hebben planten en bloemen ook een heel lichte negatieve elektrische lading. Hommels zijn zoals alle insecten positief geladen wanneer ze door de lucht vliegen. Door deze twee signalen ontstaat er een zwakke elektrische aantrekkingskracht wanneer een hommel een bloem nadert.
Uit het onderzoek blijkt ook dat het elektrisch signaal van een bloem verandert nadat er een hommel is geland om nectar en stuifmeel te verzamelen. Mogelijk kunnen andere insecten aan het veranderende elektrische veld aflezen dat de nectarvoorraad en het stuifmeel niet op peil zijn.
Bron: www.nu.nl, 22 februari 2013.

opdracht

38 Naast elektrische signalen gebruiken bloemen ook andere signalen om insecten te lokken.

- **a** Noteer er twee.
- **b** Bloemen informeren bestuivend insecten over de status van de nectarvoorraad.
 Leg uit dat dit belangrijk is.
- **c** Door welk type bestuiving ontstaat de grootste verscheidenheid in genotypen binnen een soort? Leg je antwoord uit.

Leerdoel
– Je weet dat planten met behulp van signaalstoffen reageren op interne en externe signalen.

5 Reageren op de omgeving

Planten kunnen net als dieren reageren op signalen uit hun omgeving, maar ze kunnen niet vluchten of vechten. Ze reageren bijvoorbeeld door hun groei en ontwikkeling aan te passen of door verschillende afweermechanismen.

AUXINE

In de uiterste top van de stengel van planten wordt de signaalstof auxine (indolazijnzuur, IAA) gemaakt. **Signaalstoffen** zijn plantenhormonen die betrokken zijn bij onder meer de groeirichting, rijping of bescherming van de plant. Auxine is een groeistof. Het maakt de rekbaarheid van celwanden groter en bevordert op die manier de lengtegroei van cellen door celstrekking.

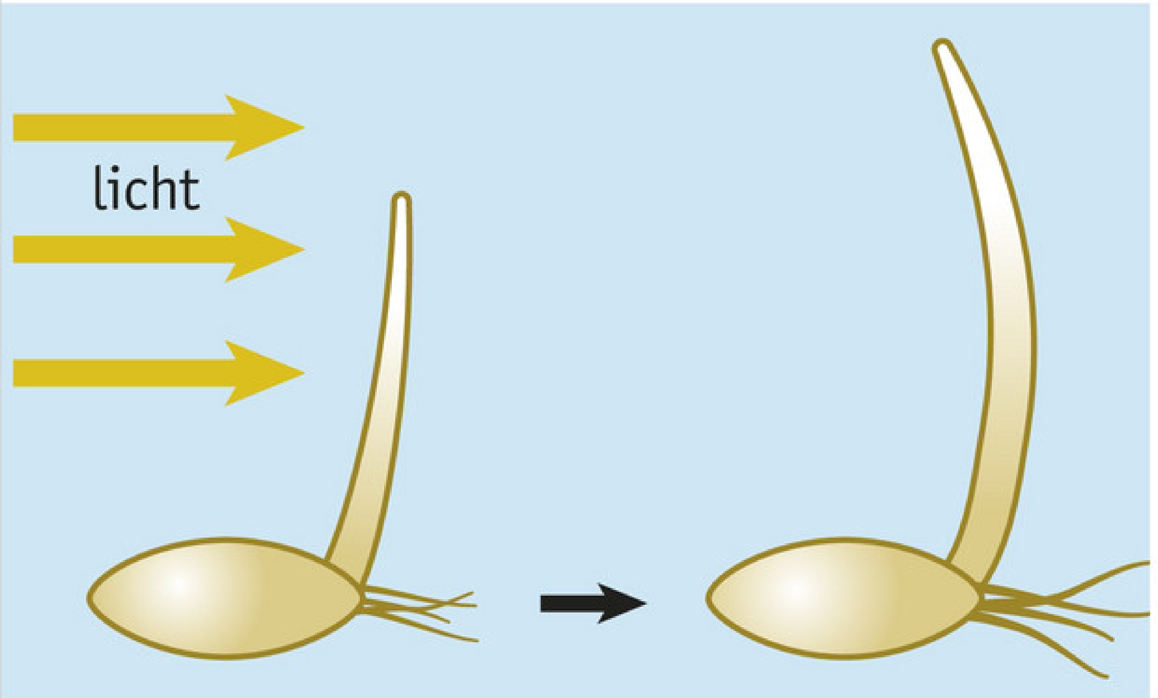
Planten groeien in de richting van het licht doordat licht de aanmaak van auxine vermindert. De concentratie auxine aan de belichte zijde van een stengeltop is daardoor lager dan die aan de schaduwzijde. Aan de belichte zijde zal de plant daardoor minder snel groeien dan aan de schaduwzijde. Het gevolg is dat de stengeltop in de richting van het licht groeit (zie afbeelding 45).
Dit verschijnsel heet **fototropie** (Grieks: *tropos* = wenden, draaien). Als een stengeltop in de richting van het licht groeit, is sprake van positieve fototropie. Groeit een plantenstengel van het licht af, dan heet dit negatieve fototropie.

Bij een zaadje dat in de bodem ontkiemt, beïnvloedt niet licht maar zwaartekracht de groeirichting van stengel en wortel. Dit verschijnsel heet **geotropie**. Een stengeltop groeit tegen de zwaartekracht in (negatieve geotropie), terwijl een worteltop positief geotropisch is. In een horizontaal gelegen stengel beweegt auxine onder invloed van de zwaartekracht naar de onderkant van de stengel. Door celstrekking zal de onderkant van de stengel daardoor sneller groeien dan de bovenkant, waardoor de stengel naar boven groeit (zie afbeelding 46).

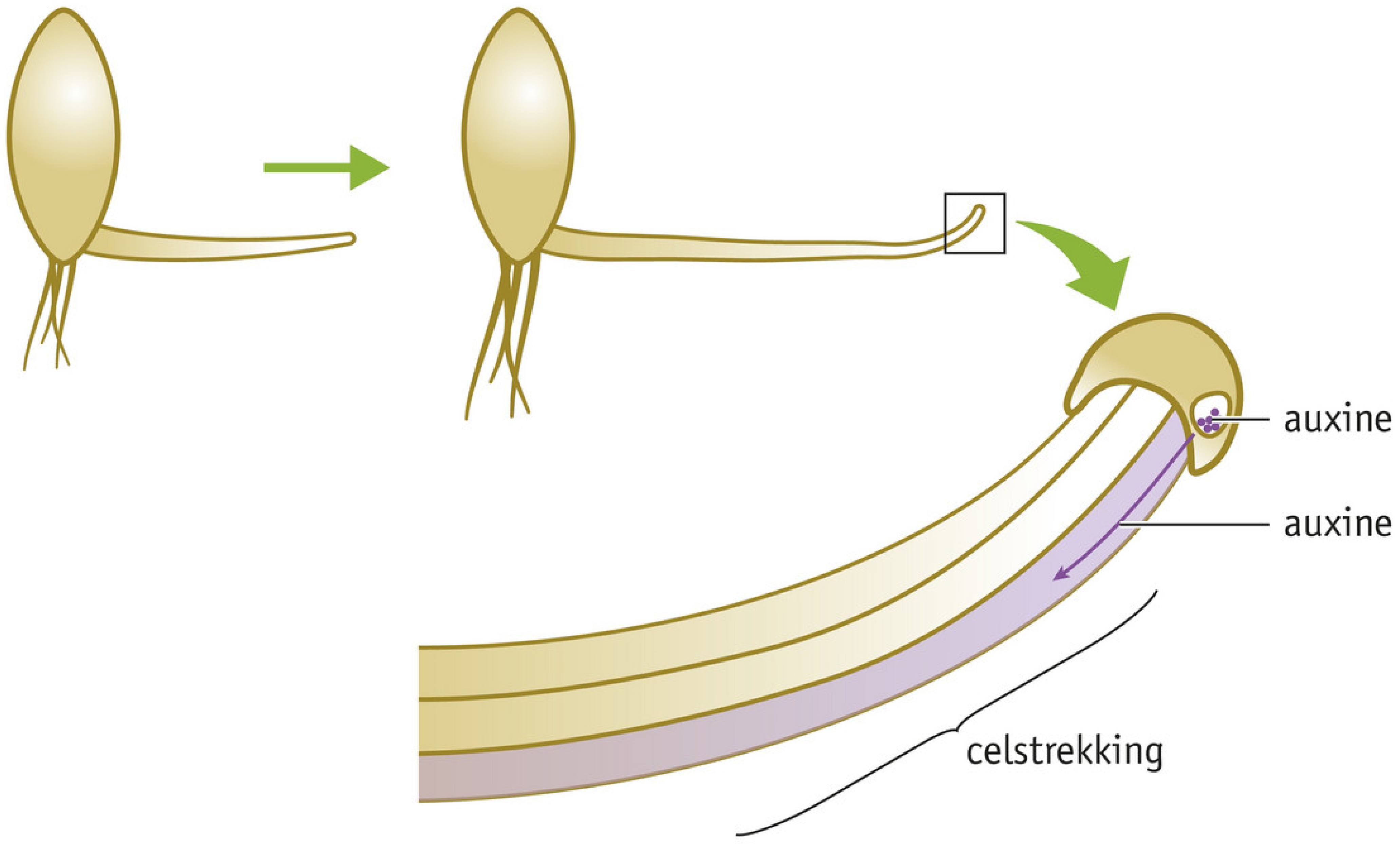
▼ **Afb. 44** Een boom kan adequaat reageren op zijn omgeving.



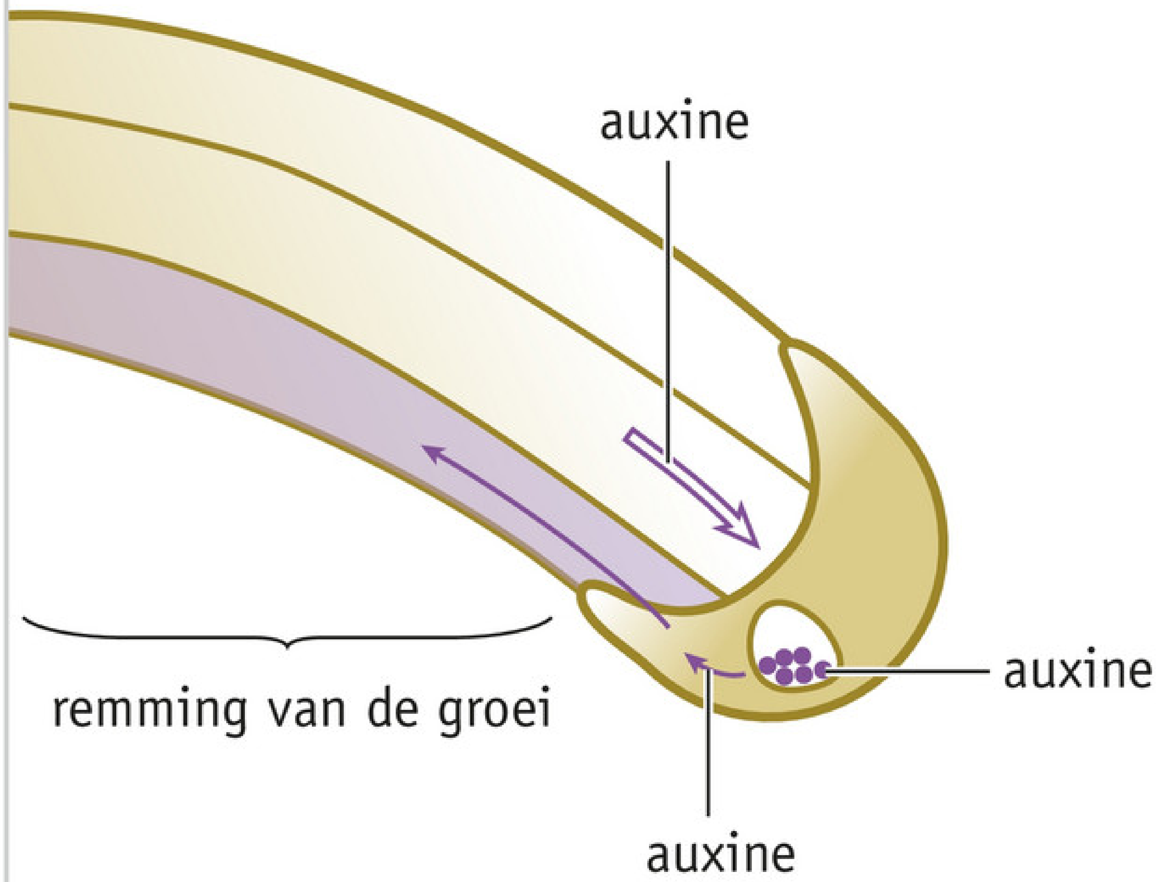
▼ **Afb. 45** Positieve fototropie: de stengel groeit naar het licht toe.



▼ **Afb. 46** Negatieve geotropie bij een stengeltop.



▼ **Afb. 47** Positieve geotropie bij een worteltop.



Een worteltop reageert tegenovergesteld op de auxineconcentratie: een verhoogde concentratie auxine aan de onderkant leidt juist tot een remming van de celstrekking. Het gevolg hiervan is dat de wortel naar beneden groeit (zie afbeelding 47).

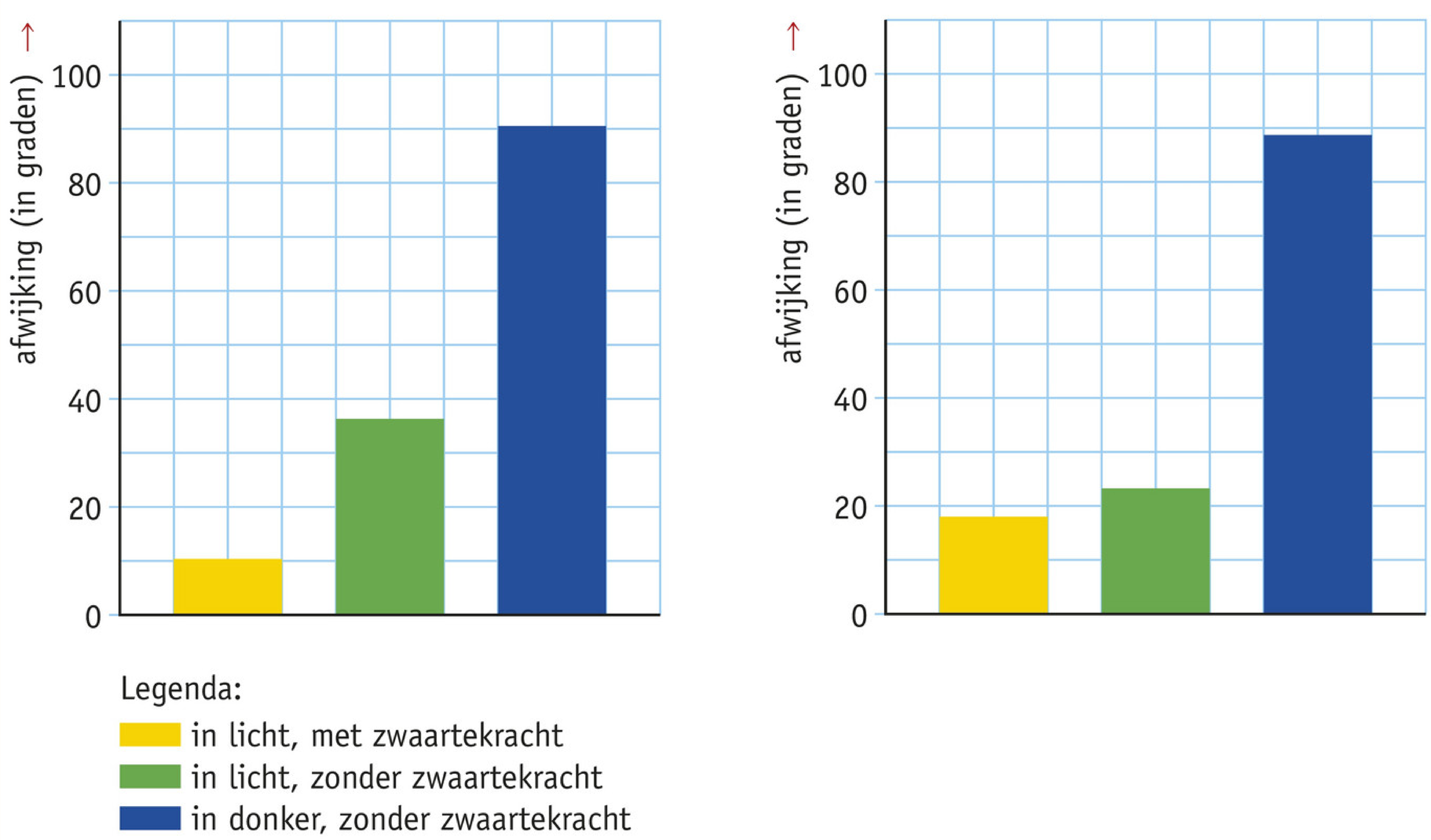
opdrachten

39 In afbeelding 48 is een onderzoek weergegeven naar de invloed van zwaartekracht op de groeirichting van kiemplantjes.

a Welke conclusie kun je trekken ten aanzien van zwaartekracht en groeirichting van de wortel?

b En welke conclusie kun je trekken ten aanzien van zwaartekracht, hoeveelheid licht en stengelgroei?

▼ **Afb. 48**

ONDERZOEK	SEEDS IN SPACE
Inleiding	Tijdens het scholierenexperiment ‘Seeds in Space’ in 2004 liet de Nederlandse astronaut André Kuipers in de ruimte zaadjes van de zandraket ontkiemen om te bepalen wat de invloed van zwaartekracht was op de groeirichting van kiemplantjes.
Onderzoeksvraag	Wat is de invloed van zwaartekracht op de groeirichting van kiemplantjes?
Hypothese	Zwaartekracht bepaalt de groeirichting van de wortel en de stengel van een kiemplantje.
Experiment	De zaadjes kiemden in gewichtloosheid in een groeikamer in volledige duisternis of in het licht. Na vier dagen werden de groeikamertjes opengemaakt en werd bepaald hoe groot de afwijking was van de te verwachten groeirichting.
Resultaat	In de grafieken staan de resultaten die zijn verkregen onder volledige lichtcondities.  1 groeirichting van de wortel 2 groeirichting van de stengel *Bron: K. Buizer.*
Conclusie	

40 a Waardoor groeit een stengeltop naar het licht toe?

b Aan welke zijde is bij een horizontaal geplaatste stengeltop de auxineconcentratie het hoogst? En aan welke zijde bij een horizontaal geplaatste worteltop?

c Bij haverkiemplantjes blijkt van de stengel alleen de uiterste top gevoelig te zijn voor de richting van het licht.
Bedenk een experiment waarmee je dit kunt aantonen.

41 Charles Darwin toonde al aan dat de lengtegroei van stengels en wortels vanuit de toppen wordt geregeld. Toch duurde het nog tot 1928 voordat de Nederlandse bioloog Went ontdekte waaruit deze beïnvloeding bestaat. In afbeelding 49 staan vier experimenten beschreven.

a Formuleer de onderzoeksvraag voor experiment 1.

b Formuleer een hypothese voor experiment 1.

c Waarom zette Went een experiment op met dezelfde probleemstelling als Charles Darwin dertig jaar eerder?

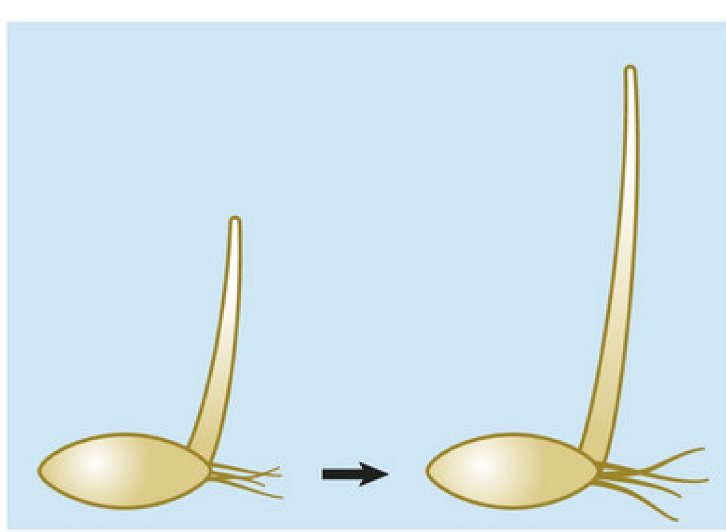
d Went veronderstelde dat in de uiterste top van een stengel een stof wordt geproduceerd die de lengtegroei regelt.
Ondersteunen de resultaten van experiment 2 deze veronderstelling? Leg je antwoord uit.

e Waarom voerde Went experiment 3 uit?

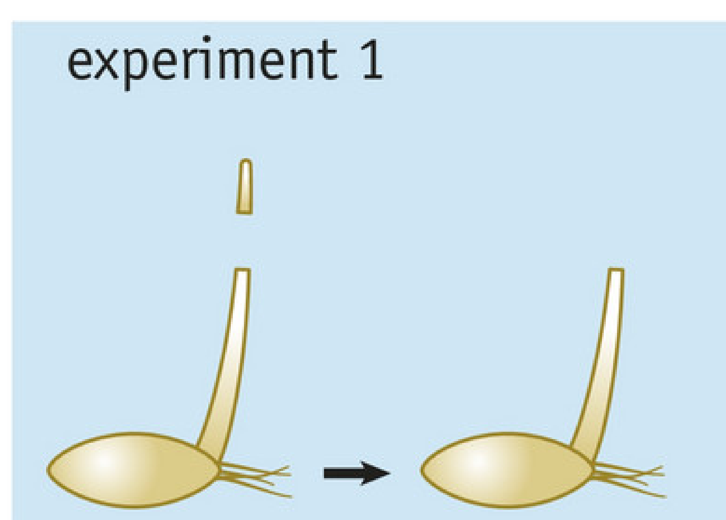
f Beschrijf de controleproef die bij experiment 3 hoort.

g Waarom voerde Went experiment 4 uit?

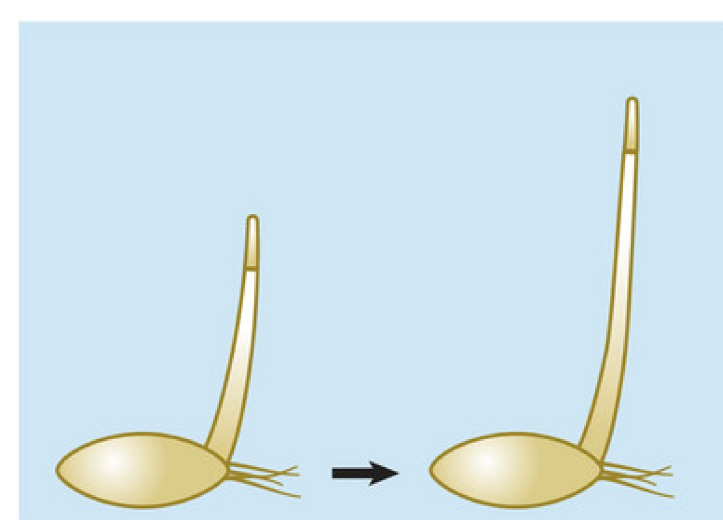
Afb. 49 Proeven met kiemplanten van haver.



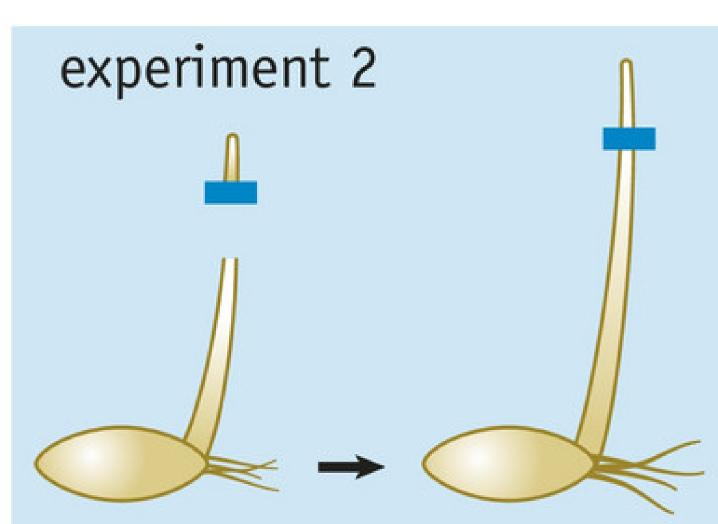
normale groei



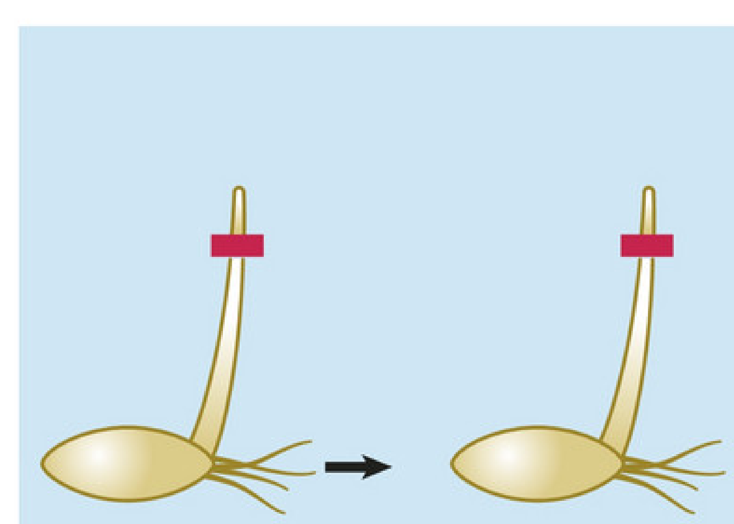
weggesneden top



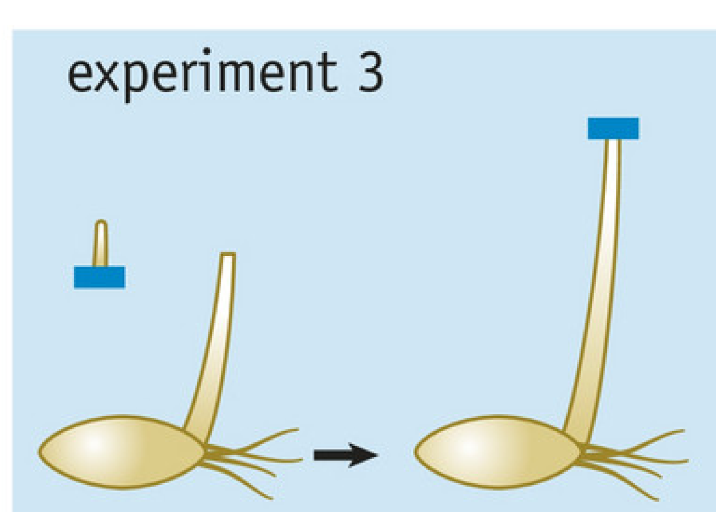
afgesneden top teruggeplaatst



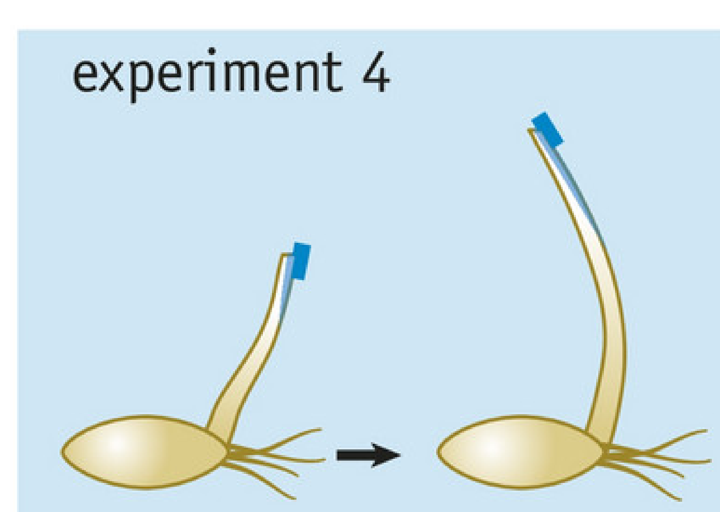
agarblokje (een soort gelatine) tussengeplaatst (agar laat stoffen door)



micablokje tussengeplaatst (mica laat geen stoffen door)



top op agarblokje en daarna agarblokje teruggeplaatst



als een zijde auxine krijgt via een agarblokje ontstaat een tegenovergestelde kromming

ETHYLEEN

Het gas ethyleen (of etheen) stimuleert de rijping van vele soorten fruit. Onrijp fruit bevat pectine, een soort lijmstof die plantencellen dicht bij elkaar houdt. Onrijp fruit is daardoor hard, zodat het de ontwikkeling van zaden beschermt. Wanneer de zaden voldoende zijn ontwikkeld, gaat het fruit ethyleen afgeven en begint het rijpingsproces. Ethyleen stimuleert de vorming van enzymen die zorgen voor geur- en kleurverandering, de omzetting van zetmeel en zuren in suikers en het zachter worden van het vruchtvlees. Dit laatste gebeurt door pectinase dat de stof pectine afbreekt.

opdrachten

42 Bananen die je in Nederland koopt, zijn in het land van herkomst groen geplukt.
- **a** Waardoor is dit onrijpe fruit toch rijp geworden?
- **b** Rijp fruit stimuleert op zijn beurt de vorming van nog meer ethyleen. Hoe wordt een dergelijk proces ook wel genoemd?
- **c** Waardoor rijpt fruit sneller tussen ander fruit?
- **d** Ethyleen stimuleert de vorming van enzymen die fruit sappiger en zoeter maken. Een voorbeeld is amylase, dat zetmeel omzet in glucose. Welke invloed zal deze omzetting hebben op de osmotische waarde van een rijpende vrucht?
- **e** Leg uit dat vruchten sappiger worden door de omzetting van zetmeel in glucose.

43
- **a** Formuleer de onderzoeksvraag bij het onderzoek van afbeelding 50.
- **b** Beschrijf een experiment waarmee je de onderzoeksvraag kunt beantwoorden.

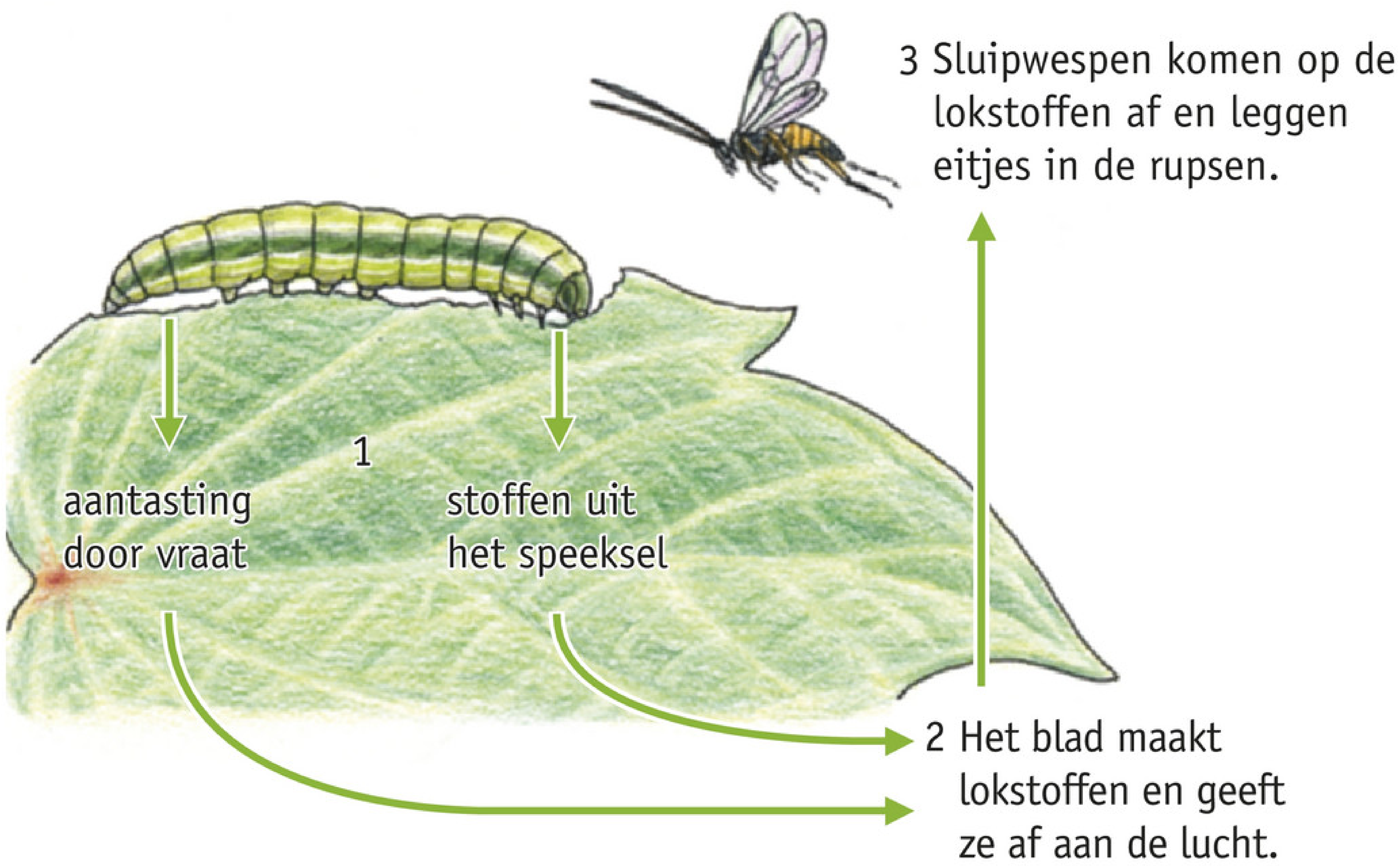
▼ **Afb. 50**

ONDERZOEK	ETHYLEEN BIJ BANANEN
Inleiding	Veel mensen hebben een voorkeur voor minder rijpe bananen. Op het internet circuleren filmpjes met daarin tips die voorkomen dat bananen snel rijp worden. Een van die tips is om de bovenkant van de banaan in een stuk plasticfolie te wikkelen (zie de afbeelding). 
Onderzoeksvraag	–
Hypothese	Bananen rijpen minder snel als je ze aan de bovenkant luchtdicht afsluit.
Experiment	–
Resultaat	De tros bananen waarvan de bovenkant luchtdicht is afgesloten, rijpt minder snel dan de andere tros.
Conclusie	De hypothese is bevestigd.

BESCHERMING

Planten staan aan het begin van de voedselketen en worden dus voortdurend gegeten door dieren. Om zich te beschermen tegen vraat of infecties hebben planten afweermechanismen ontwikkeld. Deze afweermechanismen kun je onderverdelen in drie groepen: mechanische afweer, chemische afweer en indirecte afweer.
Onder **mechanische afweer** vallen uiterlijke aanpassingen, zoals haren, stekels en doorns om vraat tegen te gaan. Bij **chemische afweer** maken planten stoffen aan die niet lekker zijn of zelfs dodelijk zijn voor herbivoren. Cafeïne bijvoorbeeld verlamt bepaalde insecten, terwijl nicotine dodelijk is. Bij **indirecte afweer** maakt een plant een lokstof aan die de natuurlijke vijand van zijn belager aantrekt. Een voorbeeld van zo'n belager is de rups van het koolwitje, met als natuurlijke vijand de sluipwesp. Als reactie op vraat maakt de plant een lokstof aan die sluipwespen aantrekt (zie afbeelding 51). De eitjes van de sluipwesp ontwikkelen zich in de rups en eten deze van binnenuit op.

▶ **Afb. 51** Een plant verdedigt zich tegen een rups met behulp van een sluipwesp.



Planten beschermen zich tegen uitdroging door bij hitte hun huidmondjes te sluiten. Daarnaast helpen fysieke aanpassingen tegen waterverlies, zoals een dikke cuticula, verzonken huidmondjes en beharing. Sommige planten zijn chemisch aangepast aan droogte, doordat hun stofwisseling anders werkt. Er zijn bijvoorbeeld planten die 's nachts koolstofdioxide kunnen vastleggen. Overdag gebruiken ze het koolstofdioxide bij de fotosynthese.

opdrachten

44 In afbeelding 52 is een onderzoek weergegeven naar bescherming tegen vraat door haartjes.

- **a** Hoe kunnen harige peultjes bij sojaplanten ontstaan?
- **b** Stel een hypothese op bij dit onderzoek.
- **c** Waarom kijken onderzoekers eerst naar de *p*-waarde van de resultaten voordat ze een conclusie trekken?
- **d** Als de *p*-waarde van de resultaten tussen de verschillende groepen kleiner is dan 0,05, wat is dan de conclusie van dit onderzoek?
- **e** Is dit onderzoek waarbij drie soorten plantjes werden gebruikt valide? Leg je antwoord uit.
- **f** Hoe zou je dit experiment kunnen verbeteren?
- **g** Leg uit dat harige peultjes bij sojaplanten een evolutionair voordeel hadden.

▼ **Afb. 52**

ONDERZOEK	HAARTJES BESCHERMEN TEGEN VRAAT
Inleiding	Planten met haartjes lijken beter beschermd te zijn tegen vraat dan planten zonder haartjes. Om dit te onderzoeken, kweekten onderzoekers in drie verschillende kassen sojaplanten waaraan peultjes groeiden met veel, weinig en geen haartjes.
Onderzoeksvraag	Zijn sojabonen met haartjes beter beschermd tegen vraat door kevers?
Hypothese	–
Experiment	In drie verschillende kassen staan sojaplanten waaraan peultjes groeien met respectievelijk veel, weinig en geen haartjes. In elke kas worden kevers losgelaten. Na 24 uur wordt gekeken wat de schade aan de peultjes is.
Resultaat	Peultjes met veel haartjes vertonen 10% vraat, peultjes met weinig haartjes vertonen 25% vraat en gladde peultjes vertonen 40% vraat.
Conclusie	–

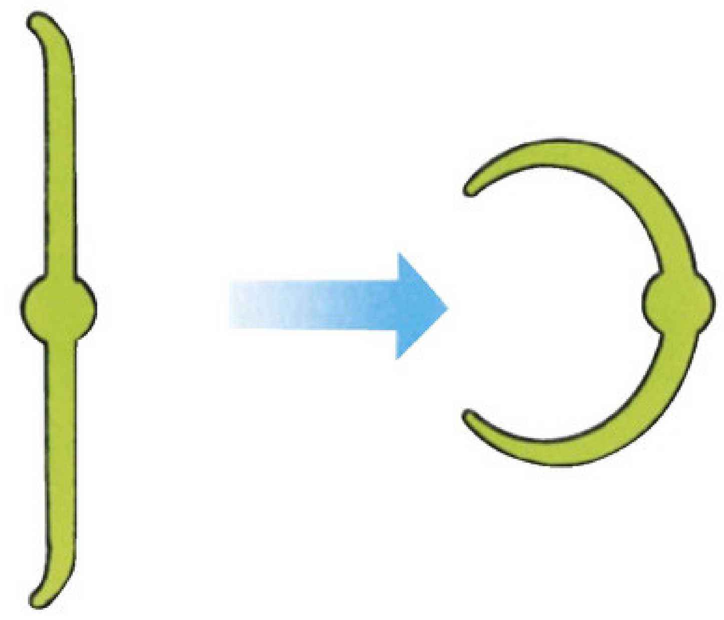
45 Bij CAM-planten (CAM = Crassulacean Acid Metabolism) gaan de huidmondjes ’s nachts open en overdag dicht. In deze planten wordt in het donker CO_2 vastgelegd in de vorm van appelzuur. In het licht wordt CO_2 weer uit dit appelzuur vrijgemaakt en gedeeltelijk verbruikt bij de fotosynthese.

- **a** Wordt bij CAM-planten het openen van de huidmondjes bevorderd door een lage of een hoge CO_2-spanning in de bladeren? Leg je antwoord uit.
- **b** In wat voor milieu zullen CAM-planten waarschijnlijk vooral worden aangetroffen? Leg je antwoord uit.
- **c** Het gevormde appelzuur wordt opgeslagen in de vacuolen van de bladcellen en heeft daardoor invloed op de turgor van deze cellen.
 Is de turgor van bladcellen van een CAM-plant aan het einde van een dag lager dan, gelijk aan of hoger dan aan het einde van de nacht?

46 Leg aan de hand van afbeelding 53 uit hoe helmgras zich tegen droogte beschermt.

▶ **Afb. 53** Helmgras.





CONTEXT Leefwereld

Intelligente planten

Planten saai? Welnee. De wereld van de planten is minstens zo wonderbaarlijk als die van de dieren. Planten kunnen paren zonder van hun plek te komen. Ze kunnen prooien vangen en verteren zonder zich te bewegen en zonder verteringsstelsel. Ze werken samen met andere dieren, kunnen waarnemen zonder zintuigen en vertonen intelligentie zonder centraal zenuwstelsel.
Om met het laatste te beginnen. De wortels van planten werken samen om een plant in evenwicht te houden en navigeren door de bodem op zoek naar water en mineralen. Ze weten wat boven en beneden is en nemen kou, warmte en chemische stoffen waar. Bij dieren zou je dit een vorm van intelligentie noemen. Waarom dan niet bij planten?
Planten zijn goed in communiceren. Vooral als het om voortplanting gaat. Zo geven veel planten als beloning nectar aan bestuivende insecten. Andere planten blijken bestuivers helemaal niet te belonen, maar juist te bedriegen. De tongorchidee bijvoorbeeld geeft een feromoon af met de geur van een vrouwelijke wesp, waardoor een wespenman wordt gelokt. De wespenman bespringt de bloem, ontdekt het bedrog en vertrekt. Maar wel met stuifmeel aan zijn lijfje.
De bladeren van de venusvliegenvanger, een vleesetende plant, klappen pas dicht nadat een insect zich twee keer binnen een minuut heeft gestoten aan een voelhaartje (zie afbeelding 54). Dat betekent dat deze plant een geheugen heeft van een minuut en tot twee kan tellen.

▼ **Afb. 54** Venusvliegenvanger.



opdracht

47 Bedenk in tweetallen een onderzoek waarin je een reactie van een plant op zijn omgeving bestudeert. Je kunt hierbij denken aan de invloed van geluid, stroom of geur op de groei(richting) van planten. Formuleer een onderzoeksvraag en een hypothese en stel een werkplan op.

Je hebt nu de basisstof van dit thema doorgewerkt.

- Controleer met het uitwerkingenboek of je de basisstofopdrachten goed hebt uitgevoerd.
- Je kunt nu verdergaan met de digitale oefentoets. Je kunt de samenvatting en flitskaarten gebruiken om je hierop voor te bereiden.
- Na de digitale oefentoets kun je de paragraaf Samenhang, de examentrainer en de verrijkingsstof doen.

Leerdoelen

- Je kunt de stofwisseling van planten toelichten voor verschillende organisatieniveaus van de biologie.
- Je kunt de biologische vakvaardigheden evolutionair en ecologisch denken toepassen op de stofwisseling van planten.

Een plantenbak als elektriciteitscentrale

Planten die de stroom leveren voor de wifi-hotspot van een middelbare school? Vangrails verlichten door bermplanten? Het gebeurt in Nederland. Levende planten zijn misschien wel de energieleveranciers van de toekomst.

Levende planten kunnen dienen als energiebron zonder dat ze daar veel schade van ondervinden. In Ede en Zaandam krijgen ledlampen in een kunstwerk hun elektriciteit van 100 m^2 bermplanten. Op het Christelijk College Zeist (CCZ) wekken vierduizend planten (samen 100 m^2) stroom op voor de wifi-hotspot op het schoolplein (zie afbeelding 1). Achter deze toepassingen zit het Wageningse bedrijf Plant-e.

▶ **Afb. 1** Waterbakken met planten bij het Christelijk College Zeist.

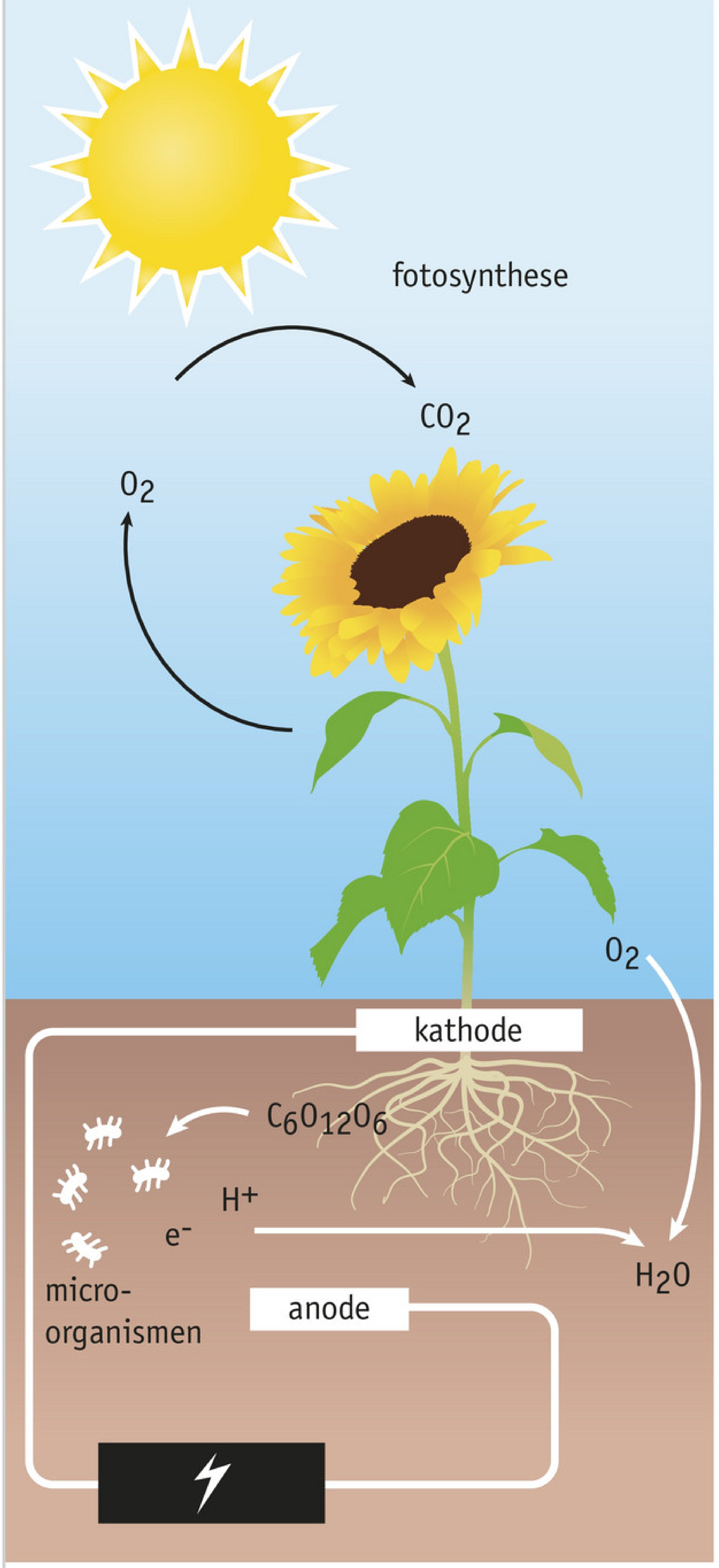


In het Europese project PlantPower onderzoeken wetenschappers of de technologie waarbij planten dienen als bron voor schone en hernieuwbare energie, geschikt is voor grootschalige toepassing. Daarbij kijken ze naar de technische haalbaarheid, maar ook naar de economische rentabiliteit. Plant-e vertaalt de technologie naar tastbare producten.

Plant-e is opgericht door directeur Marjolein Helder. Zij ontwikkelde de techniek van elektriciteit leverende planten tijdens haar promotieonderzoek aan de Wageningen Universiteit. Helder ziet veel voordelen ten opzichte van bestaande duurzame energiebronnen: ‘Het voordeel van planten is dat je er dag en nacht energie uit kunt halen, ook als de zon niet schijnt of als het niet waait. En planten vangen CO_2 af, waar andere vormen van duurzame energie CO_2 uitstoten.’ Daarnaast leiden planten niet tot horizonvervuiling en nemen ze geen (extra) ruimte in beslag. Koeien kunnen dus gewoon blijven grazen op een grasveld waar elektriciteit wordt opgewekt.

De drijvende kracht achter de technologie van Plant-e is fotosynthese. De organische stoffen die de plant bij dit proces maakt, zoals glucose, worden voor een groot deel gebruikt voor groei en opslag van reservestoffen. Een klein deel lekt uit het wortelstelsel – vooral uit de wortelharen – en komt in de bodem en het grondwater. De bacteriën die daar leven, breken de organische stoffen af tot anorganische stoffen. Daarbij komen elektronen vrij, die worden opgevangen door elektroden (zie afbeelding 2). Daarmee kun je bijvoorbeeld je mobieltje opladen of een ledlampje laten branden.

▼ **Afb. 2** Elektroden vangen elektronen op.



Het systeem werkt nog niet optimaal: het is nu nog duur en levert weinig energie. Maar dat kan snel veranderen. Plant-e onderzoekt of de technologie kan worden ingezet in rijstvelden, moerassen of rivierdelta's. 'Als onze technologie wordt doorontwikkeld, kan met 15% van de wetlands in de wereld worden voorzien in de huidige elektriciteitsbehoefte,' stelt Helder. Dat zou goed nieuws zijn voor de meer dan één miljard mensen op aarde die nog geen toegang hebben tot elektriciteit.

opdrachten

1 Neem de tabel over en vul de begrippen in bij het juiste organisatieniveau. Kies uit: *anorganische stoffen – bacterie (2×) – bacteriën –* CO_2*-uitstoot – glucose – grasveld – moeras – organische stoffen – plant – rijstveld – schone energie – water – weiland – wortelhaar – wortelstelsel*.

Organisatie-niveau	Begrip
Biosfeer	
Ecosysteem	
Populatie	
Organisme	
Orgaanstelsel	
Orgaan	
Cel	
Molecuul	

2 Noem drie abiotische en twee biotische factoren die een rol spelen in het bodemecosysteem.

3 Beschrijf de rol van planten in de koolstofkringloop.

4 Plant en bacterie vormen in de opstelling een symbiose.
Om welke vorm van symbiose gaat het? Leg je antwoord uit.

5 Planten produceren meer glucose dan ze zelf verbranden. Ze moeten dus glucose opslaan.
In welke delen van de plant slaat de plant een teveel aan glucose op?

6 Modulen met verschillende planten kunnen op daken van gebouwen worden geplaatst om zo direct het gebouw van energie te voorzien. Bijkomend voordeel is dat dit zorgt voor een betere isolatie, waterregulatie van platte daken en meer biodiversiteit. Leg dit laatste uit.

7 In de herfst en winter vindt er geen fotosynthese plaats. Toch kan een systeem met planten dan nog steeds elektriciteit leveren. Leg dit uit.

8 Gewassen in de tuinbouw zijn niet geschikt voor het systeem van Plant-e. Ze leveren te weinig energie. Leg dat uit.

9 Bij de afbraak van organische stoffen komen elektronen vrij. Onder anaerobe omstandigheden worden die elektronen door andere bacteriën gebruikt om methaan te vormen.
Leg uit waardoor rijstvelden duurzamer (milieuvriendelijker) worden met de technologie van Plant-e.

Practica

practicumopdracht 1

Dwarsdoorsnede stengel

BASISSTOF 1

MATERIAAL
- een klaargemaakt preparaat van een dwarsdoorsnede van de stengel van een boterbloem of andere kruidachtige plant
- een microscoop
- tekenmateriaal

In deze practicumopdracht bekijk en teken je een dwarsdoorsnede van een stengel van een kruidachtige plant. Je gebruikt hiervoor een klaargemaakt preparaat van een boterbloem of een andere kruidachtige plant.

METHODE
- Bekijk het preparaat bij een vergroting van 100×.
- Maak een schematische tekening van een deel van de dwarsdoorsnede, waarin dekweefsel (epidermis of opperhuid), vaatweefsel en vulweefsel te zien zijn. Benoem de delen van de stengel.
- Bekijk de vaatbundels bij een vergroting van 400× en maak hier een tekening van. Geef in je tekening bastvaten, houtvaten en vulweefsel aan.

RESULTAAT
Een tekening waarin de epidermis, vaatbundels en vulweefsel zijn aangegeven en een tekening waarin de bastvaten, houtvaten en vulweefsel zijn aangegeven.

practicumopdracht 2

Worteltop

BASISSTOF 1

MATERIAAL
- een klaargemaakt preparaat van een lengtedoorsnede van een worteltop
- een loep
- een microscoop

In deze practicumopdracht bekijk en teken je een klaargemaakt preparaat van een worteltop. Het doel is dat je de weefsels in een worteltop kunt herkennen.

METHODE
- Bekijk het preparaat met de loep. Maak een schematische overzichtstekening van de gehele worteltop.
- Bekijk het preparaat bij een vergroting van 100× en zoek de verschillende zones op. Geef in je overzichtstekening aan waar de verschillende zones zich bevinden.
- Maak detailtekeningen van enkele cellen uit elke zone.

RESULTAAT
Overzichtstekeningen en detailtekeningen van enkele cellen uit elke zone van de worteltop.

practicumopdracht 3

Bouw van een wortel

BASISSTOF 2

MATERIAAL
- een klaargemaakt preparaat van een dwarsdoorsnede van een jonge wortel (bijvoorbeeld van een boterbloem)
- een microscoop

In deze practicumopdracht bekijk en teken je de dwarsdoorsnede van een wortel. Hiervoor gebruik je een klaargemaakt preparaat van een kruidachtige plant. Het doel van deze opdracht is dat je in een preparaat van een wortel de volgende delen kunt herkennen: bastvaten, cambium, centrale cilinder, endodermis, epidermis (opperhuid) en houtvaten.

METHODE
– Bekijk het preparaat bij een vergroting van 40×. Maak een schematische overzichtstekening en zet de namen bij de delen.
– Bekijk de centrale cilinder bij een vergroting van 100× en maak er een tekening van. Zet de namen bij de delen.

RESULTAAT
Een overzichtstekening van de wortel en een detailtekening van de centrale cilinder.

practicumopdracht 4

Huidmondjes

▶▶ BASISSTOF 2

In deze practicumopdracht bekijk en teken je huidmondjes. Hiervoor gebruik je een blad van een tulp, liguster of Chinese roos. Het doel van deze opdracht is dat je in een preparaat van een huidmondje de volgende delen kunt herkennen: epidermis (opperhuid) en sluitcel.

MATERIAAL
– een blad, bijvoorbeeld van een tulp, liguster of Chinese roos, of de stengel van een boonplant
– een microscoop
– prepareermateriaal

METHODE
– Maak een preparaat van een vliesje van een blad (zie afbeelding 1). Dit gaat ook goed met plakband.
– Bekijk het preparaat bij een vergroting van 100× en zoek een huidmondje op.
– Bekijk het huidmondje bij een vergroting van 400×. Maak een tekening van het huidmondje met sluitcellen en omringende epidermiscellen.



1



2

▶ **Afb. 1** Een bladvliesje prepareren.

RESULTAAT
Een tekening van een huidmondje met sluitcellen en omringende epidermiscellen.

practicumopdracht 5

De intensiteit van de fotosynthese

BASISSTOF 3

MATERIAAL
- een takje waterpest van 5 cm lang
- een bekerglas van 250 mL
- een reageerbuis
- een felle lamp
- een thermometer
- 150 mL water op kamertemperatuur
- 150 mL water met een temperatuur van 40 °C
- 150 mL koolzuurhoudend water op kamertemperatuur

In afbeelding 2 is een proefopstelling weergegeven waarmee fotosynthese kan worden onderzocht. Als de opstelling in het licht wordt geplaatst, ontstaan er gasbelletjes. Deze worden in de reageerbuis opgevangen. In deze practicumopdracht onderzoek je de invloed van verschillende factoren op de intensiteit van de fotosynthese.

ONDERZOEKSVRAAG
Wat is de invloed van licht, temperatuur en de koolstofdioxideconcentratie op de intensiteit van de fotosynthese?

HYPOTHESE
Een hogere lichtintensiteit, temperatuur en koolstofdioxideconcentratie zorgen voor een sterkere fotosynthese.

METHODE
- Vul het bekerglas met 150 mL water op kamertemperatuur. Schuif het takje waterpest in de reageerbuis.
- Vul de reageerbuis met water en plaats deze ondersteboven in het bekerglas (zie afbeelding 2). Zorg voor voldoende licht.
- Noteer het aantal gasbelletjes dat in een minuut uit de waterpest opstijgt.
- Schijn met de lamp van korte afstand op de waterpest en tel opnieuw het aantal gasbellen per minuut.
- Herhaal het onderzoek met warm water (40 °C). Meet de watertemperatuur en noteer het aantal gasbellen per minuut.
- Herhaal het onderzoek met koolzuurhoudend water. Noteer het aantal gevormde gasbellen per minuut.

▼ **Afb. 2** Proefopstelling voor fotosyntheseonderzoek.



RESULTAAT

Noteer je waarnemingen en zet de resultaten van je experiment uit in een tabel en/of grafiek.

CONCLUSIE

Beantwoord de volgende vraag.

1 Wat is je conclusie? Ga uit van de gevonden resultaten.

DISCUSSIE

Beantwoord de volgende vragen.

2 Waarom wordt in dit onderzoek het aantal gasbelletjes per minuut genoteerd?

3 Waardoor is het aantal gasbelletjes per minuut in warm water (40 °C) hoger dan in water van kamertemperatuur?

4 Leg uit dat CO_2 in normaal water een beperkende factor is.

5 Wat is het verband tussen een sterkere fotosynthese en een hogere plantenopbrengst?

6 De beschreven onderzoekjes geven globaal aan wat de invloed is van licht, temperatuur en koolstofdioxideconcentratie op de fotosynthese.
Beschrijf een aanvullend onderzoek waarin je in meer detail de invloed van de temperatuur op de fotosynthese kunt aantonen.

Samenvatting

LEERDOEL 1 ▶▶ BASISSTOF 1

Je kunt beschrijven hoe lengte- en diktegroei bij kruid- en houtachtige planten plaatsvindt en dat stamcellen hiervoor verantwoordelijk zijn.

- Meristemen (deelweefsels) bevinden zich in de toppen van wortels en stengels, in knoppen, in jonge bladeren en in het cambium.
 - Stamcellen in meristemen zijn verantwoordelijk voor de groei van planten.
 - Na celdeling blijft één dochtercel in het meristeem liggen; de andere dochtercel ondergaat celstrekking, celdifferentiatie en celspecialisatie.
- Lengtegroei leidt tot verlenging van een plant (bij zowel kruidachtige als houtachtige planten).
- Diktegroei leidt tot verdikking van wortel en stengel (alleen bij houtachtige planten).
 - Naar binnen toe ontstaan houtcellen.
 - Naar buiten toe ontstaan bastcellen.
- Jaarring: al het hout dat in één jaar is gevormd.
 - Voorjaarshout: wijde houtvaten met dunne wanden (lichtgekleurd).
 - Zomerhout: nauwe houtvaten met dikke wanden (donkergekleurd).
 - Jaargrens: scherpe overgang tussen zomerhout en voorjaarshout (in herfst en winter geen cambiumactiviteit).

LEERDOEL 2 ▶▶ BASISSTOF 2

Je kunt beschrijven hoe planten water met mineralen opnemen, transporteren en afgeven.

- Transport van water met daarin opgeloste stoffen vindt plaats via de houtvaten en de bastvaten.
 - Houtvaten vervoeren water en zouten van de wortels naar de bladeren (anorganische sapstroom).
 - Bastvaten vervoeren water en assimilatieproducten van de bladeren naar alle delen van de plant (organische sapstroom).
- Worteldruk:
 - Endodermiscellen zorgen voor actief transport van zouten naar de centrale cilinder.
 - Door osmose diffundeert water via de endodermiscellen naar de centrale cilinder.
 - Daardoor stijgt water met opgeloste mineralen in de houtvaten (worteldruk).
 - Bandjes van Caspary verhinderen het terugstromen van water en opgeloste zouten.
- Waterpotentiaal: bepaalt en verklaart de verplaatsing van water in planten en dieren.
 - De waterpotentiaal is afhankelijk van de osmotische druk en de turgordruk ($\psi_w = \psi_s + \psi_p$).
- Transport van water en zouten (anorganische sapstroom) in houtvaten:
 - door verdamping van water uit de bladcellen wordt water aangezogen uit de houtvaten;
 - door capillaire werking van de houtvaten;
 - door worteldruk (o.a. ’s nachts bij sommige soorten planten).
- Bastvaten transporteren organische producten van de fotosynthese, mineralen en hormonen door de plant.
 - De stroom gaat van een suikerbron naar plaatsen waar de suiker nodig is of naar opslagweefsel.
 - Voorbeelden van suikerbronnen zijn bladeren, stengels, wortels, bollen en knollen.
 - Voorbeelden van opslagweefsel zijn wortels, bollen en knollen.

LEERDOEL 3 ▶▶ BASISSTOF 2

Je weet hoe huidmondjes de gaswisseling van planten reguleren en dat de opname van koolstofdioxide in relatie staat met de afgifte van water.

- Via huidmondjes gaat koolstofdioxide naar binnen en gaan waterdamp en zuurstof naar buiten.
 - Waterverlies kan worden beperkt door de huidmondjes te sluiten.
- Diffusie van koolstofdioxide en zuurstof vindt plaats via bladeren, stengels en wortels:
 - in bladeren via huidmondjes, luchtholten en intercellulaire ruimten;
 - in jonge stengels en wortels via de epidermis;
 - in kruidachtige stengels via huidmondjes.

LEERDOEL 4 ▶▶ BASISSTOF 3

Je kunt uit de opname en afgifte van zuurstof en koolstofdioxide door een plant de intensiteit van de fotosynthese (koolstofassimilatie) afleiden.

- Voor de bepaling van de intensiteit van de fotosynthese zijn twee gegevens nodig:
 - in het licht: de hoeveelheid O_2 die een plant afgeeft (of de hoeveelheid CO_2 die een plant opneemt);
 - in het donker: de hoeveelheid O_2 die een plant opneemt (of de hoeveelheid CO_2 die een plant afgeeft).
 - Uit het verschil kan de intensiteit van de dissimilatie worden afgeleid.
- De intensiteit van de fotosynthese wordt bepaald door de beperkende factor.

LEERDOEL 5 ▶▶ BASISSTOF 3

Je kunt beschrijven hoe opslag van assimilatieproducten (organische stoffen) in planten plaatsvindt.

- Glucose wordt omgezet in andere koolhydraten en in eiwitten en vetten.
 - Zetmeel wordt overdag tijdelijk in de bladeren opgeslagen.
 - Vooral 's nachts: transport van sacharose via bastvaten naar andere delen van de plant.

LEERDOEL 6 ▶▶ BASISSTOF 4

Je kunt verschillende manieren van voortplanting bij planten beschrijven.

- Bloemen zijn samengesteld uit aangepaste bladeren.
 - Meeldraad (mannelijk voortplantingsorgaan): vormt stuifmeelkorrels (*n*) in de helmknoppen.
 - Stamper (vrouwelijk voortplantingsorgaan): bevat vruchtbeginsel met een of meer zaadbeginsels. Elk zaadbeginsel bevat één eicel.
 - Kelkbladeren en kroonbladeren.
- Na bestuiving kan uit een stuifmeelkorrel een stuifmeelbuis groeien naar een zaadbeginsel.
- Bevruchting: de kern van een stuifmeelkorrel versmelt met de eicelkern: er ontstaat een zygote (2*n*).
- Ongeslachtelijke voortplanting: een deel van een individu groeit uit tot een nieuw individu.
 - Door mitose en celdeling.
 - Nakomelingen hebben hetzelfde genotype als de ouder (kloon).
 - Op natuurlijke wijze: bijv. bollen, knollen en uitlopers.
 - Op kunstmatige wijze: bijv. stekken, enten en weefselkweek.

LEERDOEL 7 ▶▶ BASISSTOF 5

Je weet dat planten met behulp van signaalstoffen reageren op interne en externe signalen.

- Signaalstoffen zijn plantenhormonen die betrokken zijn bij o.a. groeirichting, rijping en bescherming.
 - Auxine wordt gevormd in de uiterste toppen van stengels en wortels en bevordert de lengtegroei en celstrekking.
 - Ethyleen stimuleert de rijping van fruit.
- Fototropie: de groeirichting wordt beïnvloed door licht.
 - De productie van auxine wordt geremd door licht, waardoor de belichte kant minder auxine heeft dan de schaduwzijde.
 - Hierdoor groeien planten naar het zonlicht toe (positieve fototropie).
- Geotropie: de groeirichting wordt beïnvloed door zwaartekracht.
 - Een worteltop is positief geotroop, doordat bij wortels een verhoogde auxineconcentratie leidt tot een remming van lengtegroei en celstrekking.
 - Stengels zijn negatief geotroop.
- Planten beschermen zich tegen vraat of infecties door:
 - mechanische afweer: bijv. haren, stekels en doorns;
 - chemische afweer: aanmaak van stoffen die onsmakelijk of dodelijk zijn;
 - indirecte afweer: aanmaak van stoffen die de natuurlijke vijand van de belager aantrekken.
- Planten bezitten aanpassingen om uitdroging te voorkomen.
 - Fysiek: het sluiten van huidmondjes bij droogte, verzonken huidmondjes, een dikke cuticula.
 - Chemisch: aangepaste stofwisseling, bijv. CO_2 's nachts opnemen en vastleggen.

COMPETENTIES/VAARDIGHEDEN

Je hebt de volgende vaardigheden geoefend:

- doelgericht zoeken en selecteren van informatie;
- analyseren welke rol de stofwisseling van planten heeft in natuurwetenschappelijk onderzoek, beroepen en de dagelijkse praktijk;
- toepassen van verschillende fasen van natuurwetenschappelijk onderzoek;
- uitvoeren van een natuurwetenschappelijk onderzoek;
- verzamelen, bewerken en overzichtelijk weergeven van data;
- vorm-functiedenken op verschillende organisatieniveaus;
- beredeneren van gevolgen van veranderingen in een levensgemeenschap of ecosysteem (ecologisch denken);
- verklaren van afweermechanismen en voortplanting van planten met behulp van evolutiemechanismen (evolutionair denken);
- met elkaar in verband brengen van stofwisselingsprocessen van planten op verschillende organisatieniveaus (systeemdenken).

Examentrainer

ZEESLAK DOET AAN FOTOSYNTHESE

Naar: examen vwo 2015-1, vraag 13, 15, 16, 17 en 18.

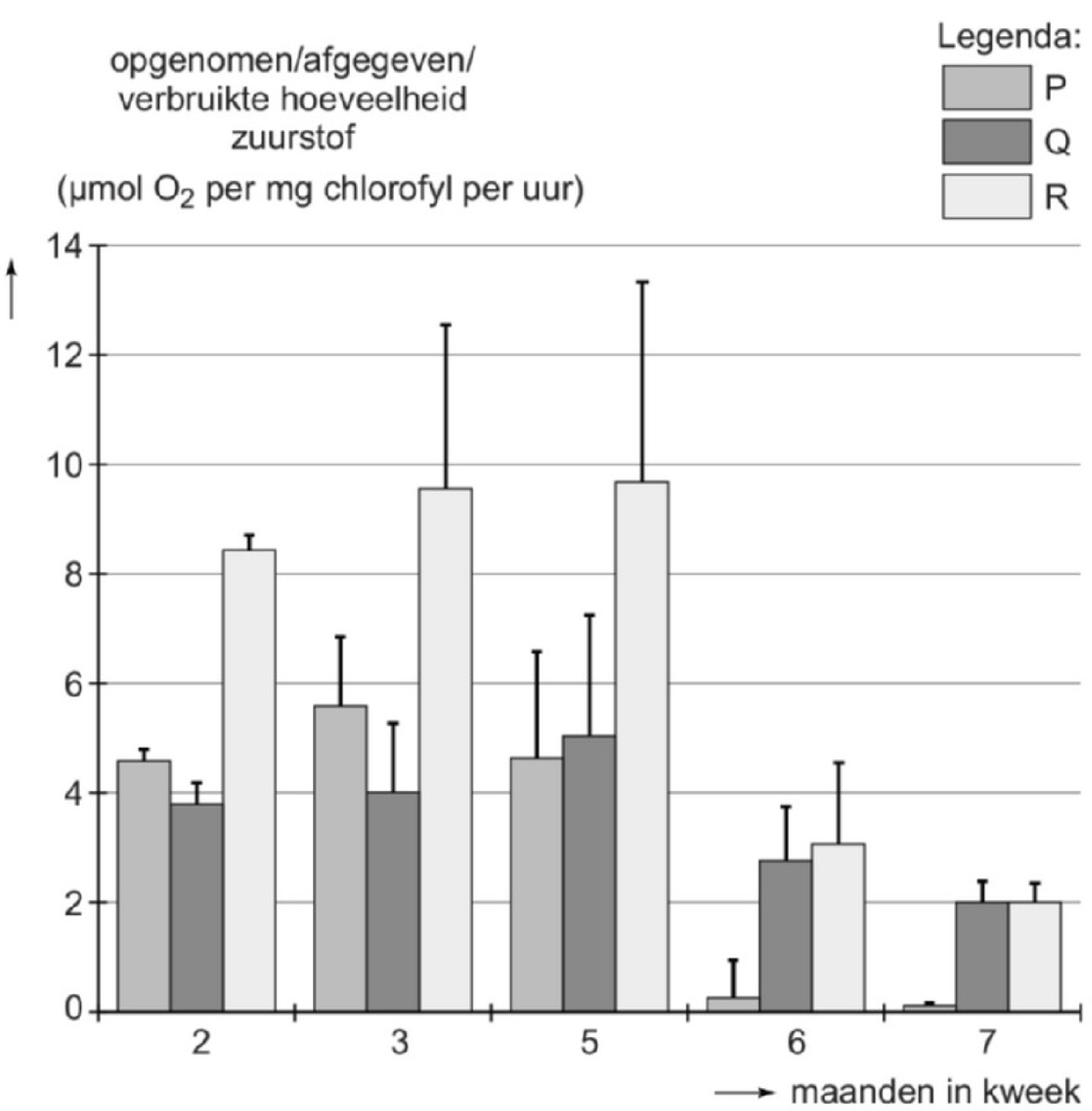
Dieren die in symbiose leven met planten, zijn al lang bekend. De groene zeeslak *Elysia chlorotica* gaat nog een stapje verder en gebruikt alleen de chloroplasten van de alg *Vaucheria litorea*.

Nadat jonge slakjes van de alg *Vaucheria litorea* hebben gegeten, worden de chloroplasten opgenomen door cellen van hun darmkanaal. De slakken hoeven de rest van hun leven niet meer te eten, omdat de chloroplasten in elk geval zes maanden blijven functioneren. Eenmaal in de slak delen de chloroplasten niet meer. Ze worden ook niet via de eitjes doorgegeven aan de nakomelingen van de slak. Doordat de slak een gen (PsbO) van de alg bezit, blijven de chloroplasten lange tijd werkzaam. In de loop van de evolutie heeft de slak dit gen op nog onbekende wijze overgenomen van de alg. Deze ‘horizontale genoverdracht’ stelt de slak misschien wel in staat verder te evolueren tot een volledig autotroof dier.

Bij een relatie zoals die tussen de alg *V. litorea* en de slak *E. chlorotica* spreekt men van kleptoplastie (*klepto* is Grieks voor stelen, *plastie* staat voor plastiden) en niet van symbiose.

1p **1** Waarom is symbiose in dit geval geen juiste term?

▼ **Afb. 1** Fotosyntheseactiviteit en dissimilatieactiviteit.



Onderzoekers hebben de veranderingen van de intensiteit van de dissimilatie en de fotosynthese in de loop van het leven van *E. chlorotica* onderzocht. Volwassen zeeslakken werden uit hun natuurlijke omgeving gehaald en enkele maanden in kweek gehouden, in water zonder algen. Bepaald werden de bruto- en netto-fotosyntheseactiviteit en de dissimilatieactiviteit. Deze gegevens zijn weergegeven in afbeelding 1.

2p **2** Welke gegevens worden met P, Q en R in de legenda van afbeelding 1 aangeduid?

	P	*Q*	*R*
A	bruto-fotosynthese	netto-fotosynthese	dissimilatie
B	bruto-fotosynthese	netto-fotosynthese	dissimilatie
C	dissimilatie	bruto-fotosynthese	netto-fotosynthese
D	dissimilatie	netto-fotosynthese	bruto-fotosynthese
E	netto-fotosynthese	bruto-fotosynthese	dissimilatie
F	netto-fotosynthese	dissimilatie	bruto-fotosynthese

Metingen die kunnen worden verricht aan de opname of afgifte van gassen door *E. chlorotica*, betreffen:
1 zuurstof in het licht;
2 zuurstof in het donker;
3 koolstofdioxide in het licht;
4 koolstofdioxide in het donker.

2p **3** Welke van deze metingen is minimaal nodig om de intensiteit van de dissimilatie van *E. chlorotica* te bepalen, als je ervan uitgaat dat de dissimilatie van de slak constant is gedurende een etmaal?
A meting 1 of meting 2
B meting 1 of meting 3
C meting 2 of meting 3
D meting 2 of meting 4

Het chloroplastgenoom bevat zo’n 10% van alle genen die betrokken zijn bij de fotosynthese in de chloroplast. De overige genetische informatie is aanwezig in het slakgenoom. Voor een deel zijn dit genen die al voor de kleptoplastie in DNA van de slak aanwezig waren. Andere genen zijn waarschijnlijk door horizontale genoverdracht van het chloroplast-DNA naar het kernDNA van de slak verhuisd.

Bepaalde eiwitten hebben zowel een functie in de fotosynthese als in andere stofwisselingsprocessen.

3p **4** – Welk enzym speelt zowel in de oxidatieve fosforylering als in de lichtreactie een belangrijke rol?
– Welk proces wordt door dit enzym gekatalyseerd?
– Waardoor wordt de energie voor dit proces geleverd?

Het slakgenoom bevat fotosynthesegenen van de alg, zoals het PsbO-gen. Het eiwit dat gecodeerd wordt door het PsbO-gen, houdt mangaan op zijn plaats in een onderdeel van fotosysteem II.

2p **5** Welke reactie wordt door dit mangaan-eiwitcomplex direct mogelijk gemaakt?
A absorptie van fotonen
B reductie van $NADP^+$ in NADPH
C transport van H^+ over het thylakoïdmembraan
D vrijmaken van elektronen uit water

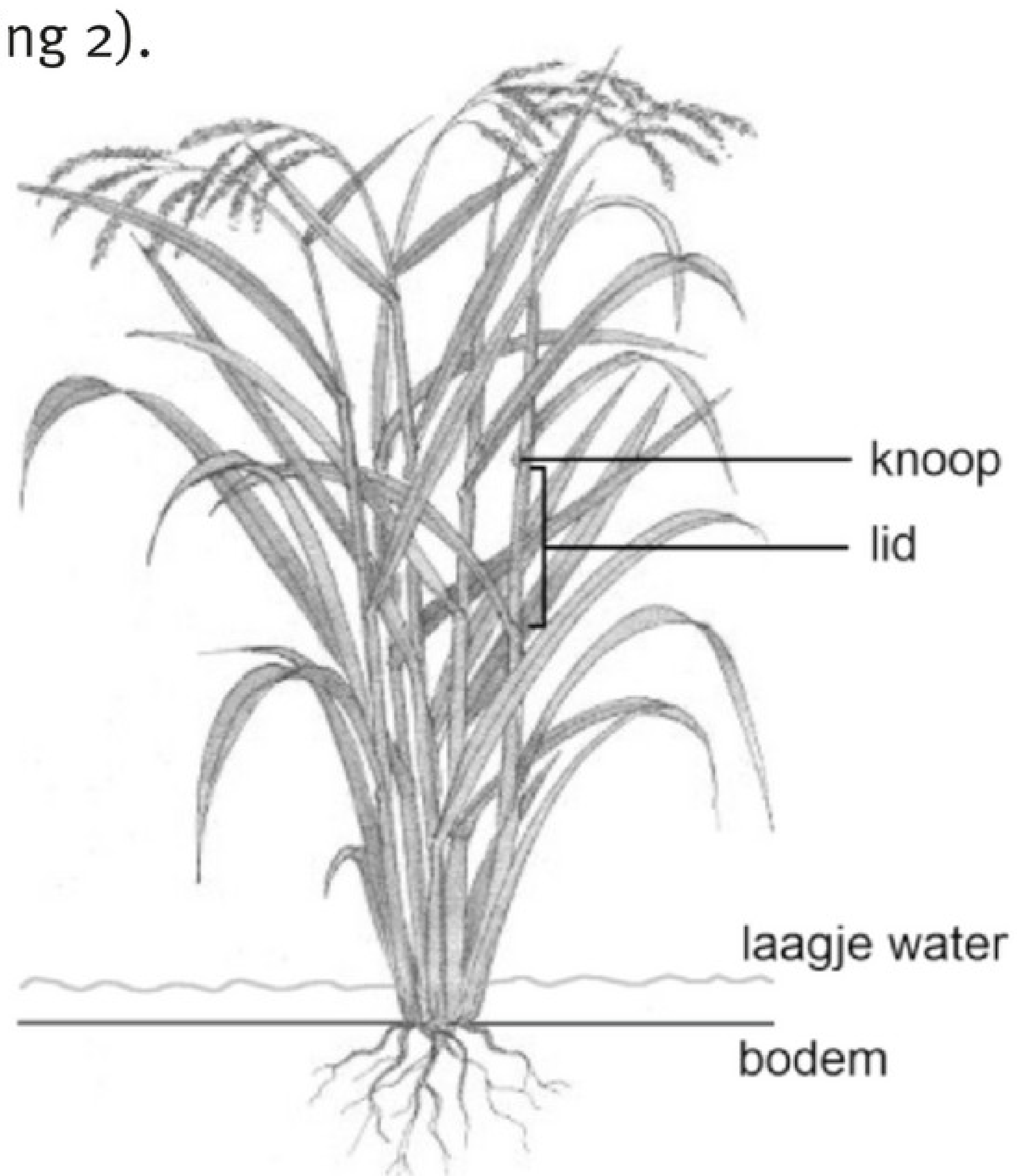
ONDERDOMPELGEN MAAKT RIJSTRASSEN ‘WATERPROOF’

Bron: pilotexamen vwo 2014-1, vraag 2, 3, 6, 7, 8 en 9.

Het is maar een simpel gen, maar wel één dat bij miljoenen mensen honger kan voorkomen. Plantenveredelaar David Mackill van het International Rice Research Institute is erin geslaagd om uit een laagproductief, Indiaas rijstras het ‘onderdompelgen’ Sub1A in te kruisen in veel gebruikte commerciële rijstrassen. Dankzij dit onderdompelgen kan rijst langdurige overstromingen doorstaan.

Rijst is een semi-aquatische plantensoort, maar blijkt bijna even gevoelig voor volledige onderdompeling als veel landplantensoorten. Gewone rijstplanten die compleet onder water worden gezet, reageren meestal door hun celdeling en celstrekking te versnellen. Celdeling vindt vooral plaats in de knopen, celstrekking vooral in de leden van de rijststengels (tussen de knopen, zie afbeelding 2).

► **Afb. 2** Rijstplant.



Versnelde lengtegroei is een reactie van rijstplanten op langdurige onderdompeling. Deze reactie is voor het overleven van de plant voordelig.

2p **6** Leg dit uit aan de hand van een stofwisselingsproces dat onder water slechter zal verlopen dan boven water.

Uit proeven waarbij rijstplanten met gibberelline worden besproeid, blijkt dat dit plantenhormoon de stengelgroei stimuleert. Het effect van gibberelline op twee rijstmutanten met dwerggroei wordt onderzocht: rijstmutant type 1 mist het gen voor de synthese van gibberelline, rijstmutant type 2 mist het gen voor de receptor voor gibberelline.

2p **7** Wat zal het effect zijn als beide typen rijstmutanten worden besproeid met een gibberellineoplossing?
A Het zal bij beide typen geen effect hebben.
B Beide typen rijstmutanten zullen sneller groeien.
C Rijstmutant 1 zal hierdoor sneller groeien, rijstmutant 2 niet.
D Rijstmutant 2 zal hierdoor sneller groeien, rijstmutant 1 niet.

Het hormoon gibberelline heeft in wortelcellen een heel ander effect dan in cellen uit de stengel van de rijstplant. Over de oorzaak hiervan worden twee beweringen gedaan:
1 In de verschillende celtypen worden verschillende receptoren gevormd.
2 In de verschillende celtypen worden andere genen aan- of uitgeschakeld.

2p **8** Welke van deze beweringen kan of welke kunnen een verklaring zijn voor het verschil in effect van eenzelfde hormoon op verschillende celtypen?
A alleen 1
B alleen 2
C beide beweringen
D geen van beide beweringen

De nieuwe eigenschap waar het om gaat bij deze ‘onderdompel’rijst, is het bestand zijn tegen langdurige overstromingen.

2p **9** Noteer twee voor een hoge opbrengst belangrijke eigenschappen die bij deze rijstplanten niet verloren mogen gaan.

2p **10** Beschrijf twee mogelijke negatieve effecten van een genetisch gemodificeerde rijstvariant op de omgeving, die uit veldproeven kunnen blijken.

2p **11** Leg uit dat de ontwikkeling van rijstrassen met het onderdompelgen een bijdrage kan leveren aan de productie van voldoende voedsel voor een groeiende wereldbevolking.

3’-uiteinde 205
5’-uiteinde 205

A
absorptiecentrum 298
accommodatiespieren 90
acetyl-co-enzym A 178
achterste oogkamer 87
accommoderen 90
ACTH 17
actiepotentiaal 43
actieve centrum 153
actine 54
activator 159, 244
activeringsenergie 154
adaptatie 83
adenine 205
adenosinetrifosfaat 150
adequaat gedrag 99
adequate prikkel 83
ADH 18
adhesiekrachten 292
ADP (adenosinetrifosfaat) 150
adrenaline 22
adrenocorticotroop hormoon (ACTH) 17
afleesrichting 211
afweer, indirecte 313
afweer, mechanische 313
alcoholgisting 183
alles-of-nietsprincipe 44
aminozuren, essentiële 171
aminozuur 170
amylose 169
anabole steroïden 59
animale zenuwstelsel 26
antagonisten 58
anticodon 231
antidiuretisch hormoon (ADH) 18
antisense-DNA 265
apo-enzym 154
assimilatie, voortgezette 149
ATP (adenosinetrifosfaat) 150
autonome zenuwstelsel 26
axon (neuriet) 28

B
balts 101
basenparing 205
bastvaten 289
beeldafstand 91
beperkende factor 299
betrouwbaar onderzoek 61
bewegingscentra 32
bijniermerk 22
bijnierschors 22
bijziend 92
biologische klok 108
biotechnologie 259
black box 99
blinde vlek 87
bloedsuikerspiegel 21
box, black 99
brandpunt 90
brandpuntsafstand 90
broedzorg 101
bruto-fotosynthesereactie 164

C
calvincyclus 164
cambium 283
cascade 14
cDNA 264
celdifferentiatie 242
celkerntransplantatie 260
cell junction 28
cellen van Schwann 28
cellulose 169
celstrekking 283
celtypen 240
centrale cilinder 289
centrum, actieve 153
chemische energie 148
chemische receptoren 83, 148
chemosynthese 166
chiasma, optisch 97
chlorofyl 161
chloroplasten 161
cilinder, centrale 289
cisgenese 262
citroencyclus 178
code, genetische 230
coderende streng 224
codon 230
co-enzym 154
cofactor 154
cohesiekrachten 292
communiceren 122
complementair DNA 264
conditionering 116
conductoren 27
conflictgedrag 124
convergeren 90
copyDNA (cDNA) 264
corepressor 239
cortisol 22
crossing-over 256
cytosine 205

D
decarboxylering 178
deel, orthosympatische 39
deel, parasympatische 40
dekweefsel 282
deletie 249
denaturatie 156
dendriet 28
depolarisatie 42
desoxyribose 205
dipeptide 171
disacharide 168
divergeren 90
DNA repetitief 208
DNA, complementair 264
DNA, niet-coderend 208
DNA-fingerprint 219
DNA-ligase 211
DNA-methylering 245
DNA-molecuul, dubbelstrengs 206
DNA-molecuul, enkelstrengs 205
DNA-polymerase 211
DNA-repairsysteem 252
DNA-replicatie 210
doelwitorgaan 13, 40
donkeradaptatie 95
donkerreacties 161
doping 59
dreiggedrag 124
drempelwaarde 43
drukreceptoren 83
dubbele innervatie 40
dubbelstrengs DNA-molecuul 206
duurtraining 59
dwarsgestreept spierweefsel 52
dynamisch evenwicht 10

E
eenheid, motorische 53
effectoren 27
eigenschappen, erfelijke 106
eindplaatjes, motorische 53
elektronentransportketen 181
empathie 129
endocriene klieren 13
endodermis 289
energie, chemische 148
energiedrempel 154

enhancers 244
enkelstrengs DNA-molecuul 205
enzymactiviteit 156
enzymen 153
epigenetica 245
epo (erytropoëtine) 22
erfelijke eigenschappen 106
error, trial and 116
erytropoëtine 22
ESP 47
essentiële aminozuren 171
ethologie 99
evenwicht, dynamisch 10
evenwichtsreceptoren 83
exciterende postsynaptische potentiaal (EPSP) 47
exons 226
externe prikkels 82

F

factor, beperkende 299
FAD 180
filamenten 54
fosfolipiden 175
fosforylering 151
fosforylering, oxidatieve 178
fotofosforylering 163
fotosynthese 161
fotosynthese, intensiteit van de 299
fotosysteem 162
fototropie 309

G

ganglia, spinale 34
gaswisseling 297
geconditioneerde reflex 116
gedag, geritualiseerd 123
gedrag 99
gedrag, adequaat 99
gedrag, sociaal 122
gedragselementen 99
gedragsketen 100
gedragssystemen 100
gehoorreceptoren 83
gele vlek 87
gelelektroforese 217
genetische code 230
genetische modificatie 261
genexpressie 237
genoom 204
genoommutaties 249
genregulatie 237
geotropie 309
geritualiseerd gedrag 123
gevoelige periode 115
gevoelscentra 32
gewenning 115
ggo 261
GH 17
gisting 183
glad spierweefsel 52
glasachtig lichaam 87
gliacellen 27
glycerol 173
glycogeen 169
glycolyse 178
goedaardig 253
Golgi-peeslichaampjes 58
grijze stof 30
groeihormoon (GH) 17
groeipunten 283
grote hersenen 30
guanine 205

H

handelingen 99
haplotype 256
harde oogvlies 86
hartspierweefsel 52
helicase 210
hersencentra 32
hersenen, grote 30
hersenen, kleine 30
hersenschors 30
hersenstam 31
histonen 206
homeostase 10
hoornvlies 86
hormonen 13
hormonen, inhibiting (IH) 17
hormonen, releasing (RH) 17
hormoon, adrenocorticotroop (ACTH) 17
hormoon, antidiuretisch (ADH) 18
hormoon-receptorcomplex 14
hormoonspiegel 13
hormoonstelsel 16
houtvaten 289
huidmondjes 292
hyperpolarisatie 43
hypofyse 16

I

IH 17
imponeergedrag 125
impulsen 27
impulsfrequentie 44
impulsgeleiding, sprongsgewijze 45
impulssterkte 44
indirecte afweer 313
inductor 238
inhiberende postsynaptische potentiaal (IPSP) 48
inhibiting hormonen (IH) 17
innervatie, dubbele 40
innerveren 40
inprenting 115
insertie 249
intensiteit van de fotosynthese 299
interne prikkels 82
introns 226
invloeden, periodieke 107
inwendige milieu 11
ionenpomp 42
IPSP 47

J

jaargrens 285
jaarring 285
junction, cell 28

K

K+-kanalen 43
kegeltjes 95
kernDNA 204
kiem 305
kleine hersenen 30
klieren, endocriene 13
klok, biologische 108
kloon 260
knock-outgen 265
koolstofassimilatie 149
krachttraining 59
krebscyclus 178
kruisbestuiving 305
kwaadaardige tumoren 253

L

leervermogen 129
leidende streng 211
lenzen, negatieve 90
lenzen, positieve 90
lichaam, glasachtig 87
lichaam, straalvorming 87
lichtreacties 161
lichtreceptoren 83
lipiden 173

M
matrijsstreng 224
mechanische afweer 313
mechanische receptoren 82
meeldraden 304
meervoudige onverzadigde vetzuren 174
melkzuur 184
melkzuurgisting 184
membraan, postsynaptisch 47
membraan, presynaptisch 47
merg 30
merg, verlengde 31
meristemen 283
messenger RNA (mRNA) 223
messenger, second 14
metabolisme 148
metastase 253
micro-RNA (miRNA) 246
milieu, inwendige 11
milieu, uitwendige 11
miRNA 246
modificatie, genetische 261
monosachariden 168
motivatie 107
motorische eenheid 53
motorische eindplaatjes 53
motorische neuronen 28
mtDNA 204
multipotente 241
mutagene stoffen 252
mutagene straling 252
mutaties 249
myelineschede 28
myofibrillen 54
myoglobine 56
myosine 54

N
Na+-kanalen 42
nachtblindheid 96
NAD+ 151
NADP+ 151
natrium-kaliumpompen 42
negatieve lenzen 90
negatieve terugkoppeling 10
netto-fotosynthesereactie 164
netvlies 87
neuriet 28
neurohormonen 17
neuronen (zenuwcellen) 27
neuronen, motorische 28
neuronen, sensorische 28
neurosecretie 17
neurotransmitters 27
niet-coderend DNA 208
non-disjunctie 249
normwaarde 10
nuclease 252
nucleïnezuur 205
nucleosoom 206
nucleotide 205

O
Okazaki-fragmenten 211
oliën 174
omnipotent 241
oncogen 253
onderzoek, betrouwbaar 61
onverzadigd vetzuur 174
onzekerheid 61
oogkamer, achterste 87
oogkamer, voorstel 87
ooglens 87
oogvlies, harde 86
operator 238
operon 238
optisch chiasma 97
orthosympatische deel 39
overspronggedrag 124
oxidatieve fosforylering 178
oxytocine 18

P
parasympatische deel 40
PCR 216
peesspoeltjes 58
peptidebinding 171
perifere zenuwstelsel 26
periode, gevoelige 115
periode, refractaire 43
periodieke invloeden 107
pezen 53
pijnreceptoren 83
pikorde 125
pigmenten 86
plasmiden 204
plastiden 286
pluripotent 241
polymerisatie 168
polypeptide 171
polyploïdie 259
polyribsomen 234
polysacharide 169
positieve lenzen 90
positieve terugkoppeling 10
postsynaptisch membraan 47
potentaal, inhiberende postsynaptische (IPSP) 47
potentiaal, exciterende postsynaptische (ESP) 47
pre-mRNA 226
presynaptisch membraan 47
prikkel, adequate 83
prikkel, supranormale 109
prikkeldrempel 44, 83
prikkels 27
prikkels, externe 82
prikkels, interne 82
primaire structuur 171
primer 211
proefondervindelijk 116
prolactine 18
promotor 224
proprioceptoren 82
proteïnen 170
proto-oncogenen 253
pupilreflex 93
p-waarde 61

Q
quaternaire structuur 172

R
rangorde 125
reactieketens 159
reactieproduct 153
receptoren 13, 27
receptoren, chemische 83
receptoren, mechanische 82
recombinant-DNA-techniek 262
recombinatie 255
reflex 37
reflex, geconditioneerde 116
reflexboog 38
refractaire periode 43
regelkring 10
regenboogvlies 86
regulatorgenen 237
relaxatie 58
release-factor 234
releasing hormonen (RH) 17
remstoffen 159
repetitief DNA 208
replicatiebel 210
repolarisatie 43
repressor 238
respons 99
restrictie-enzymen 219

reverse-transcriptase ... 264
RH ... 17
RNA ... 223
RNA, messenger ... 223
RNAi ... 246
RNA-interfentie (RNAi) ... 246
RNA-polymerase ... 224
RNA-processing ... 226
rustpotentiaal ... 42

S
sacharide ... 168
saltatoire ... 45
sarcomeren ... 54
schakelneuronen ... 28
schildklier ... 19
schildklierhormoon ... 19
Schwann, cellen van ... 28
second messenger ... 14
secundaire structuur ... 172
sensorische neuronen ... 28
sequensen ... 217
sequentie ... 207
S-fase ... 210
signaalcascade ... 14
signaalmoleculen ... 13
signaalstoffen ... 13, 309
signalen ... 122
significant ... 61
sluitcellen ... 292
sociaal gedrag ... 122
spierbundels ... 53
spieren, straalsgewijs lopende ... 93
spierfibrillen ... 54
spierschede ... 53
spierspanning ... 57
spierspoeltjes ... 58
spiertonus ... 57
spiervezels ... 52
spierweefsel, dwarsgestreept ... 52
spierweefsel, glad ... 52
spijsverteringshormonen ... 21
spinale ganglia ... 34
spliceosoom ... 227
splicing ... 227
sprongsgewijze impulsgeleiding ... 45
stamcellen ... 240
stamper(s) ... 304
startcodon ... 230
staten ... 125
steroïden, anabole ... 59
stof, grijze ... 30
stof, witte ... 30
stofwisseling (metabolisme) ... 148
stopcodons ... 230
straalsgewijs lopende spieren ... 93
straalvorming lichaam ... 87
streng, coderende ... 224
streng, leidende ... 211
streng, volgende ... 211
structuur, primaire ... 171
structuur, quaternaire ... 172
structuur, secundaire ... 172
structuur, tertiaire ... 172
structuurgenen ... 238
substitutie ... 249
substraat ... 153
substraatspecifiek ... 153
suppressorgen ... 252
supranormale prikkel ... 109
synapsen ... 28

T
tastreceptoren ... 83
telomeer ... 213
telomerase ... 240
temperatuurreceptoren ... 83
template-streng ... 224
territoriumgedrag ... 124
tertiaire structuur ... 172
terugkoppeling, negatieve ... 10
terugkoppeling, positieve ... 10
thylakoïden ... 161
thymine ... 205
totipotent ... 241
transcriptie ... 224
transcriptiefactoren ... 224
transgenese ... 262
translatie ... 231
trial and error ... 116
triplet ... 230
tripletcode ... 230
trisomie-21 ... 252
tumor ... 253
tumoren, kwaadaardige ... 253

U
uitwendige milieu ... 11
uracil ... 223

V
vaatvlies ... 87
vaatweefsel ... 282
vegatieve zenuwstelsel ... 26
verbranding ... 177
verdampingsstroom ... 292
verlengde merg ... 31
verzadigd ... 174
verziend ... 92
verzoeningsgedrag ... 125
verzuring ... 56
vetten ... 174
vetzuren, meervoudige onverzadigde ... 174
vetzuur ... 173
vetzuur, onverzadigd ... 174
vlek, blinde ... 87
vlek, gele ... 87
volgende streng ... 211
voorste oogkamer ... 87
voortgezette assimilatie ... 149
voortplantingsgedrag ... 101
voortplantingsprikkel ... 108
voorwerpsafstand ... 91
vulweefsel ... 282

W
waarschijnlijkheid ... 61
warming-up ... 59
waterpotentiaal ... 291
witte stof ... 30
worteldruk ... 290
wortelharen ... 289

Z
zaad ... 305
zelfbestuiving ... 305
zenuwcellen ... 27
zenuwen ... 28
zenuwstelsel ... 26
zenuwstelsel, animale ... 26
zenuwstelsel, autonome ... 26
zenuwstelsel, perifere ... 26
zenuwstelsel, vegatieve ... 26
zwavelbrug ... 172

AUTEURS
Deze geheel vernieuwde zesde editie bouwt voort op de vierde en vijfde editie van BVJ geschreven door: Arteunis Bos, Onno Kalverda, Ruud Passier, Gerard Smits, Ben Waas, René Westra

REDACTIE
Ivonne Hermens, Grada Hooijer

ONTWERP
Uitgeverij Malmberg

OPMAAK
Pointer grafische vormgeving, Geldrop

BEELDVERWERVING
B en U International Picture Service, Amsterdam

FOTO'S EN ILLUSTRATIES
123RF: thema 2: 23, 34, 43, 45, 50, 52, 54, 65.1; thema 3: 1.2; thema 4: ontdekken 2, 7, 63, 76, samenhang 1; Stichting ALS Nederland: thema 1: 29; ANP Photo, Rijswijk: thema 1: 10, 70; thema 3: 59; thema 4: ontdekken 1; Tessa van den Berg: thema 1: ontdekken lb; Teun Berserik, Den Haag: thema 1: 23; Boekomslag: Bjorn, Fotografie: Bob Barten: thema 4: 68; Canstock: thema 3: 62; Dreamstime: thema 2: 46; Erik Eshuis Infographics, Groningen: thema 1: ontdekken 1, ontdekken 2, 2, 14, 15, 30, 33, 48, 51, 52, 54, 69, samenhang 2; thema 2: 4, 5, 19, 22, 24, 29, 31, 33, 37, 56 o, 57, 73, practica 3; thema 3: 3, 8, 9, 11, 20, 23, 24, 25, 29, 53, 56; thema 4: 2, 12, 19, 20, 21, 33, 34, 35, 40, 41, 43, 44, 45, 50, 52, 53, 55, 61, 64, 66; thema 5: 16, 17, 18, 20, 22, 26, 27, 29, 30, 32, 35, 41, 48; Uit examen: thema 1: examentrainer 1, examentrainer 2, examentrainer 3; thema 2: examentrainer 1, examentrainer 2; thema 4: examentrainer 1, examentrainer 2; thema 5: 23, examentrainer 1, examentrainer 2; FMRIB Centre, Nuffield Department of Clinical Neurosciences, University of Oxford: thema 1: 39; Dr. W. Gehring, University of Basel, Zwitserland: thema 4: 54; Getty Images: thema 1: 25, practica 2; thema 2: ontdekken lb, ontdekken 2, 76.2; www.glofish.com / Wikimedia Commons: thema 4: 74; Hollandse Hoogte, Den Haag: thema 1: 11; thema 2: 47, 62; thema 3: ontdekken lb, thema 5: 12; Imageselect, Wassenaar: thema 1: 21, 37, 56.2, 58; thema 2: ontdekken 1, 6.2, 28, 51.1, 64, 65.2, 76.1, 76.3; thema 3: 22, 60; thema 4: ontdekken lb; iStockphoto: thema 3: ontdekken 1; Zachary Johnson, Emory University: thema 2: samenhang 1; Medical Visuals / Maartje Kunen, Arnhem: thema 1: 3, 4, 5, 8, 9, 18, 19, 20, 24, 26, 31, 32, 35, 38, 43, 44, 46, 55, 56 b, 59.2, 61, 62, 63, samenhang 1; thema 2: 2.1, 7, 9, 16, 17, 18, 26; thema 3: 42, 50; thema 4: 3, 4, 5, 6, 8, 11, 13, 14, 15, 16, 17, 22, 23, 28, 29, 31, 32, 47, 51, 56, 59, 60, 65, 73, samenhang 2; thema 5: 4, 5, 6, 7.1, 10, 13, 14, 15, 33, 36, 37, 38, 39, 45, 46, 47, 49, samenhang 2; Merlijn Michon Fotografie, Amsterdam: thema 5: 50; Nationale Beeldbank, Rotterdam: thema 3: 7; thema 5: 53; Cyril Ruoso / Biosphoto / Nature in Stock, Rotterdam: thema 2: 59; NOAA/ VENTS Program, NOAA.gov: thema 3: 30; Reuters / Novum Nieuws, Amsterdam: thema 3: samenhang 1; Science Photo Library / ANP Photo, Rijswijk: thema 1: 13, 16.2, 42, 56.1, 56.3, 59.1; thema 2: 20; thema 3: 34.3; thema 4: 10, 36; thema 5: 7.2; Shutterstock: thema 1: 67.1, 67.2, 68; thema 2: 6.1, 25, 30, 61, 68, 74, 75, 78; thema 5: 8, 11 l, r, 24, 34, 43, 44, 54; Ingrid Robers, Amsterdam: thema 2: 49.2; Theo Scholten / www.driejuni.nl: thema 5: samenhang 1; Stichting TeamAlert, Utrecht: thema 2: 36; Bas Teunis Zoölogical Illustrations, Sinderen: thema 2: 35, 63; thema 5: 42; Voermans Van Bree Fotografie, Arnhem: thema 5: practica 1.1, 1.2; Henk van de Vrande: thema 1: 57, 66; thema 2: 1, 11, 12, 13; thema 5: 19; Wageningen University and Research: thema 5: ontdekken lb; Wereld Natuur Fonds, Zeist: thema 2: 48.

BEELDEN OMSLAG EN THEMA OPENINGEN
omslag: macro vogelmuur, Getty Images
thema 1: inlineskaters, ANP Photo, Rijswijk
thema 2: stokstaartjes, Getty Images
thema 3: plantencellen, Getty Images
thema 4: foto's kijken, Hollandse Hoogte, Den Haag
thema 5: Hortus Botanicus, Hollandse Hoogte, Den Haag

De uitgever heeft getracht met alle rechthebbenden op beelden en tekst in contact te treden. Mogelijk is dit niet in alle gevallen gelukt. Degene die meent op beelden en/of tekst recht te kunnen doen gelden, wordt verzocht in contact te treden met Uitgeverij Malmberg te 's-Hertogenbosch.

ISBN 978 94 020 0939 2

Zesde editie, vijfde oplage

MALMBERG

Alle rechten voorbehouden. Niets uit deze uitgave mag worden verveelvoudigd, opgeslagen in een geautomatiseerd gegevensbestand, of openbaar gemaakt, in enige vorm of op enige wijze, hetzij elektronisch, mechanisch, door fotokopieën, opnamen, of enige andere manier, zonder voorafgaande schriftelijke toestemming van de uitgever.
Voor zover het maken van kopieën uit deze uitgave is toegestaan op grond van artikel 16b Auteurswet 1912 j° het Besluit van 20 juni 1974, St.b. 351, zoals gewijzigd bij het Besluit van 23 augustus 1985, St.b. 471, en artikel 17 Auteurswet 1912, dient men de daarvoor wettelijk verschuldigde vergoedingen te voldoen aan de Stichting Reprorecht (Postbus 3051, 2130 KB Hoofddorp). Voor het overnemen van gedeelte(n) uit deze uitgave in bloemlezingen, readers en andere compilatiewerken (artikel 16 Auteurswet 1912) dient men zich tot de uitgever te wenden.
© Malmberg 's-Hertogenbosch

AUTEURS

Marianne Gommers
Arthur Jansen
André van Leijen
Hans Rawee
Theo de Rouw

EINDREDACTIE

Ilse Gmelig
Lineke Pijnappels



- Dit boek is van jou.
- Je mag in dit boek schrijven en aantekeningen maken.
- Je hebt ook toegang tot de online leeromgeving.

ISBN 978 94 020 0939 2
9 789402 009392
566062

MALMBERG